Nachlaß von Prof. N. Ma
604.

ACTA

SOCIETATIS

PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

60

HELSINGFORSIÆ
1937

Nachlass von Prof. N. Malta 604

ACTA

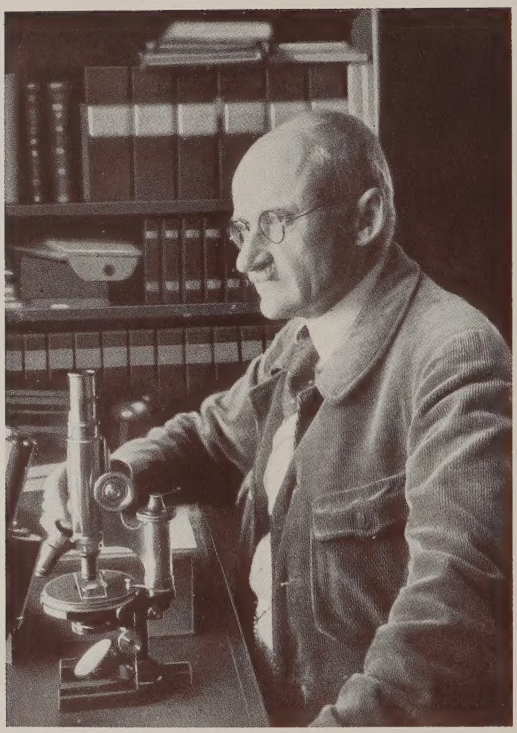
SOCIETATIS

PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

60

HELSINGFORSIÆ
1937

HELSINGFORS 1937
GEDRUCKT BEI A.-B. F. TILGMANN



Alex. Luther

* 17. II. 1877

LIBER HONORARIVS

QVEM

PROFESSORI

ALEXANDRO LVTHERO

CVM SEXAGINTA ANNOS COMPLEVIT

COLLEGAE DISCIPVLI AMICI
GRATA MENTE DEDICAVERVNT

SOCIETAS PRO FAVNA ET FLORA FENNICA
EDIDIT

HARRY FEDERLEY
VT IMPRIMERETVR COMPOSVIT

HELSINGFORS 1937
TILGMANNS TRYCKERI

INDEX.

Pag.

AHLQVIST, HOLGER, Psychologische Beobachtungen an einigen Jungvögeln der Gattungen Stercorarius, Larus und Sterna .. 162

BACKMAN, A. L. och CLEVE-EULER, ASTRID, Om litorinagränsen i Haapavesi och diatomacéfloran på Suomenselkä 209

BOSTRÖM, K. J., Callithamnion sp. (furcellariae vel roseum), eine für Finnland neue Rotalge, in Tvärminne gefunden 398

BUCH, Hans, Über die Vegetationssukzession auf zwei steinblockreichen Landzungen im innersten Teil der Lovisa-Bucht (Süd-Finnland) 374

CEDERCREUTZ, CARL, Eine pflanzengeographische Einteilung der Seen Ålands und die regionale Verteilung der verschiedenen Seentypen 327

COLLANDER, RUNAR und HOLMSTRÖM, ALICE, Die Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen seitens pflanzlicher Zellen — ein Beispiel der adenoiden Tätigkeit der Protoplasten 129

EHNHOLM, GUNNAR, En undersökning av skärgårdsharren, Thymallus thymallus (L.), i Kvarken 454

EKLUND, OLE, Klimabedingte Artenareale 309

EKMAN, GUNNAR, Zwei bemerkenswerte induzierte Embryonen (ein sehr vollständiger und ein zweiköpfiger) bei Triton 113

FEDERLEY, HARRY, Fusion zweier Chromosomen als Folge einer Kreuzung 685

FREY, RICHARD, Einige Massenvorkommnisse von Insekten an der Südküste Finnlands während des Sommers 1935.... 406

HALME, ERKKI, Eine neue Methode zur Bestimmung der relativen Wanderungsintensität des Zooplanktons 347

HANSTRÖM, BERTIL, Das Gehirn von Mastigoproctus giganteus Lucas 339

HELLÉN, WOLTER, Die in Finnland gefundenen Arten der Gattung Campoplex Grav. (Hym. Ichn.) 599

JÄGERSKIÖLD, L., Om nordiska sillmåsars (Larus fuscus L.) flyttning 190

JÄRNEFELT, HEIKKI, Ein kleiner Beitrag zur Limnologie des Tuusulanjärvi (Tuusulasee)..... 502

KARLING, TOR G., Ein Apparat zum Auffangen von Kleintieren des Meeressandes 387

Pag.
KLINGSTEDT, HOLGER, A taxonomical survey of the genus Cyrnus Steph. including the description of a new species, with some remarks on the principles of taxonomy 573
KROGERUS, ROLF, Mikroklima und Artverteilung 290
LINDBERG, HARALD, Finlands Haliplus-arter och deras utbredning inom Fenno-Scandia orientalis 478
LINDBERG, HÅKAN, Ökologische Studien über die Coleopteren- und Hemipterenfauna im Meere in der Pojo-Wiek und im Schärenarchipel von Ekenäs in Südfinnland 516
LOHMANDER, HANS, Über die nordischen Formen von Arion circumscriptus Johnston 90
LÖNNFORS, FR., Zur Kenntnis der auf den Eulen in Finnland lebenden Analginen 392
MANGOLD, O., Isolationsversuche zur Analyse der Entwicklung der Gehör-, Kiemen- und Extremitätenregion bei Urodelen .. 3
NORDMAN, ADOLF FR., Einige Bemerkungen über larvale, pupale und imaginale Merkmale der Schmetterlingspuppen 635
ODHNER, NILS, Einige in Finnland neu gefundene Süsswassermollusken 267
PALMGREN, PONTUS, Beiträge zur biologischen Anatomie der hinteren Extremitäten der Vögel 136
VON PFALER, ELVI, Das Verhalten der Idiochromosomen zweier Lygaeiden 179
SEGERSTRÅLE, C., Studier rörande havsforellen (Salmo trutta L.) i Södra Finland, speciellt på Karelska näset och i Nyland 696
SEGERSTRÅLE, SVEN G., Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. IV. Bestandesschwankungen beim Amphipoden Corophium volutator 245
SIIVONEN, L. und KALELA, O., Über die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte und die darauf einwirkenden Faktoren 606
STORÅ, RAGNAR, Mitteilungen über die Nematoceren Finnlands. 256
SUOMALAINEN, PAAVO und SUOMALAINEN, ESKO, Zur Kenntnis der Euphyllopodenfauna Finnlands 276
SPEMANN, H., Professor Dr. Alexander Luther zum 17. Februar 1937 1
WESTBLAD, EINAR, Die Turbellarien-Gattung Nemertoderma Steinböck 45

PROFESSOR DR. ALEXANDER LUTHER ZUM 17. FEBRUAR 1937.

Wenn ich heute zu Ihrem Ehrentage Ihr Wesen und Ihr Leben überdenke, so fällt mir ein Dichterwort ein, das ich mir selbst zum Leitstern gewählt habe:

Liegt dir gestern klar und offen,
Wirkst du heute kräftig frei,
Darfst du auf ein Morgen hoffen,
Das nicht minder glücklich sei.

Das kräftig-freie Heute redet selbst in freudiger Sprache. Eine liebende Frau steht Ihnen zur Seite, eine Schar tüchtiger Söhne umgiebt Sie, Schüler und Kollegen kommen in dankbarer Verehrung, um Ihnen ihre Wünsche darzubringen. Was Sie geschaffen, was treu erhalten haben in den Tagen Ihrer jugendlichen Kraft, das dankt Ihnen jetzt durch sein eigenes lebendiges Dasein, und wird Sie tragen, wenn einmal die eigene Kraft nachlässt.

Möge Ihnen das Alles lange Jahre in Gesundheit erhalten bleiben!

Nun lassen Sie den alten Freund ein paar Worte über das Gestern sagen, soweit er es mit Ihnen zusammen erlebt hat. Sie werden es gerne hören, denn wer wie Sie ein ernstes, hochgesinntes Leben hinter sich hat der darf ruhig die Geister der Vergangenheit beschwören.

Da taucht in meiner Erinnerung die Zeit wieder auf, da Sie in Rostock waren, ein junger Mann bei dem auch noch jungen Professor der Zoologie; zuerst allein, dann bald mit der Lebensgefährtin, die jetzt als die Mutter Ihrer Söhne neben Ihnen steht. Schöne Zeiten jungen Glücks verlebten Sie dort zwischen Wald, Wiesen und Meeresrauschen,

bis zu dem Tage, als Sie, »der russische Staatsbürger«, Deutschland verlassen mussten. Als wir uns wiedersahen, war Finnland frei und Deutschland durchlebte seine schwärzesten Jahre.

Nie werden wir den edeln Sinn und den stolzen Mut vergessen, mit dem die finnischen Gelehrten sich damals gegen den Hass der Welt auf die Seite ihrer deutschen Kollegen stellten.

Als ich in jenen Jahren Ihr Land besuchte, hatte ich den Anblick eines Volks, bei dem in der frischen Erinnerung an gemeinsame Not und in der jungen Freude über den gemeinsam errungenen Sieg alle inneren Gegensätze schwiegen. Das sind seltene Feierstunden im Leben einer Nation, deren Glanz weit hineinleuchtet in den Staub, die Mühe und Zerrissenheit des Alltagslebens.

Unvergesslich ist mir auch der sonnige Herbsttag in Tvärminne. Da sah ich Sie inmitten des Werks, dem Sie so viel Lebenszeit und treue Liebe gewidmet haben. Was waren das für Stunden! Land und Meer in einander aufgelöst, Himmel und Wasser im goldenen Nebel verschwimmend!

Wieder nach Jahren trafen wir uns im Menschengewühl des Internationalen Zoologenkongresses in Budapest. Als ich Sie nach dem Ergehen der Ihrigen fragte, gestanden Sie mir in einer reizenden Mischung von stolzer Freude und leichter Verlegenheit die Ankunft Ihres — wievielten? — Jungen.

Ja, diese Jungens! Die wachsen nun herauf, und so wachsen auch Ihre Studenten herauf, tüchtig und ihr Vaterland liebend, wie die Alten.

Mögen Sie mit den Ihrigen noch lange, gesunde Jahre in diesem Lande leben, und Glück und Gedeihen um sich herum aufblühen sehen!

Mit herzlichen Grüssen von Haus zu Haus und von Land zu Land

In alter Freundschaft
der Ihrige

W. Spemann.

Isolationsversuche zur Analyse der Entwicklung der Gehör-, Kiemen- und Extremitätenregion bei Urodelen.

Von

O. Mangold

Zoolog. Institut Erlangen.

INHALTSÜBERSICHT.

Sid.

I. Einleitung 4
II. Material und Methode 5
III. Übersicht über die Entwicklung der Spender (speziell nach Entfernung der präs. Epidermis und des Medullarwulstes. Exp. 2) 7
IV. Isolation von präs. Epidermis, Medullarwulst und Entomesoderm 8
V. Isolation von präs. Epidermis mit angrenzendem Medullarwulst 15
VI. Isolation von präs. Epidermis mit dem unterlagernden Entomesoderm 21
VII. Isolation der präs. Epidermis 25
VIII. Besprechung der Ergebnisse 26
1) Die Bildung von neuralen Teilen 30
2) Die Entstehung von Pigmentzellen 31
3) Die Determination von Kiemenstämmchen 32
4) Die Determination der Gehörblasen 34
5) Die Determination der Placoden der Sinnesknospen des Seitenliniensystems 35
6) Die Bildung von Extremitäten 36
7) Die Bildung von Vornieren 36
8) Die Bildung von segmentaler Muskulatur 37
9) Die Bildung von Herzen und Blutzellen 37
10) Die Bildung von Augen und Nasen 39
IX. Zusammenfassung der Ergebnisse 39
X. Literaturverzeichnis 41

I. EINLEITUNG.

Zur experimentellen Analyse der Entwicklung wurden bis vor einigen Jahren in den meisten Fällen die Defekt- und Transplantationsmethode angewandt. Bei der Untersuchung der Linsendetermination wurde z. B. die primäre Augenblase entfernt und festgestellt, ob die überlagernde Epidermis auch ohne sie eine Linse bilde (Spemann), oder es wurde die primäre Augenblase unter die Rumpfepidermis transplantiert und untersucht, ob sie in dieser eine Linse induzieren kann (Lewis). Weniger benützt wurde die Isolationsmethode, bei der das zu untersuchende Organ als Anlage allein oder in bestimmter Kombination mit anderen Keimteilen isoliert und in einem indifferenten Medium gezüchtet wird. Diese Arbeitsweise wurde durch die methodischen Arbeiten von Holtfreter (1931) für die Amphibien soweit gefördert, dass sie mit dem besten Erfolg durchgeführt werden kann. Ihre Anwendung führt einmal zur Überprüfung der mit der Defekt- und Transplantationsmethode gewonnenen Ergebnisse und bildet ferner in vielerlei Hinsicht eine notwendige Ergänzung zu diesen.

Seit Frühjahr 1932 bearbeite ich systematisch die Entwicklung der Amphibien mit der Isolationsmethode. Infolge anderweitiger Inanspruchnahme konnte von dem Material bis jetzt nur wenig veröffentlicht werden, nämlich je eine vorläufige Mitteilung über die Analyse der Entwicklung von bestimmten Kopforganen (1933) und über die Zusammenarbeit der Keimblätter (1936). In diesem Aufsatz sollen Isolationsexperimente beschrieben werden, die sich mit der Gehör-, Kiemen- und auch Extremitätenregion befassen. In dieser wurden die drei Komponenten Epidermis, Medullarwulst — als Spender des Ektomesoderms — und Entomesoderm in verschiedener Kombination isoliert und die Leistungen der Isolate untersucht. Die Ergebnisse gestatten Schlüsse auf die prospektive Bedeutung der drei Komponenten, den Determinationszustand der in ihnen enthaltenen Anlagen und die Lokalisation der determinierenden Faktoren.

Die Versuche beleuchten die Entwicklung sehr vieler Organe, z. B. der Epidermis, des Gehörorgans, der Kiemen, der Sinnesorgane der Seitenlinie, der Kopfganglien, des Pigments, des Herzens, des Bluts u. a. Es ist natürlich im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, die sehr umfangreiche Literatur erschöpfend zu besprechen. Ich musste mich daher auf die notwendigsten Angaben beschränken und bitte, mir die Lücken nachzusehen.

Die Versuche wurden im Frühjahr 1933 am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Dahlem ausgeführt. Seit Jahren geniesse ich die Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, der ich bei dieser Gelegenheit bestens danken möchte.

II. MATERIAL UND METHODE.

Die Versuche wurden an Urodelenkeimen ausgeführt und zwar hauptsächlich an Triton alpestris. Triton taeniatus und Amblystoma mexicanum (Axolotl) fanden nur selten Verwendung. Sie beschränkten sich auf ein eng begrenztes Entwicklungsstadium, nämlich die frühe Neurula, deren Wülste in Erhebung begriffen oder klar erhoben oder auch ein wenig genähert waren. In diesem Stadium lassen sich die verschiedenen Keimbezirke und Schichten mit den Spemannschen Mikroinstrumenten einwandfrei von einander trennen.

Die Absicht war, in Fortführung der 1932 veröffentlichten Versuche über die Gesichtsorgane (Nasen, Haftfaden, Augen, Linsen) besonders die Gehörblase zu erfassen. Diese war bei den damaligen Isolaten nicht aufgetreten, obgleich ihre ektodermale Anlage im Isolat eigentlich enthalten sein musste.

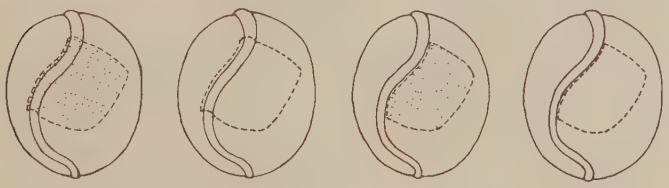


Abb. 1 a—d. Schemata der Operation. — a. Isolation von praes. Epidermis, Medullarwulst u. Entomesoderm; — b. Isol. von praes. Epidermis + Medullarwulst; — c. Isol. von praes. Epidermis + Entomesoderm; — d. Isol. von praes. Epidermis.

Die Anlage der Gehörblase liegt nach den Vitalfärbungsversuchen von Röhlich (1929) und einigen wenigen eigenen Versuchen hart ausserhalb des Medullarwulstes und zwar, ehe die Streckung der Medullarplatte beginnt, ungefähr im Bereich des 2. Wulstviertels. Die Isolate wurden daher wie in der Abbildung 1a—d dargestellt, entnommen. Sie enthielten:

1) präs. Epidermis, Medullarwulst und das unterlagernde Entomesoderm (Abb. 1a),
2) präs. Epidermis und Medullarwulst (Abb. 1b),
3) präs. Epidermis und das unterlagernde Entomesoderm (Abb. 1 c), und
4) präs. Epidermis (Abb. 1d).

Die präs. Epidermis umfasst neben der Epidermis die Anlagen der Gehörblase und einiger Placoden der Seitenlinien-Sinnesorgane und Kopfganglien, ferner mindestens teilweise die Epidermisbedeckung der Kiemen und Vorderextremitäten. Der Medullarwulst enthält dorsale und laterale Bezirke des Mesen- und Rhombencephalon und der cephalen Rückenmarksregion, ferner das Material der Ganglienleiste, das besonders an der Bildung des Visceralskeletts beteiligt ist. Das Entomesoderm enthält die Anlagen der Vorniere, des Kiemen-Entomesoderms und Teile der Anlagen von Somato- und Splanchnopleura, Herz und Pericard, der Vorderextremität und der Urwirbel.

Die Isolate sind in den Fällen 1—3 komplex zusammengesetzt, im Fall 4 dagegen sehr einfach. Die ventrale Grenze lag manchmal weiter ventral, überschritt aber in keinem Fall die Mediane. Nach der Isolation wurden die Isolate in Holtfreter-Lösung gezüchtet und nach 8 bis 14 Tagen fixiert.

Das 3. Experiment wurde nur in beschränkter Anzahl ausgeführt, da seine Ergebnisse durch ein weitergehendes Experiment, nämlich die Isolation der gesamten Epidermis mit dem unterlagernden Entomesoderm, gesichert sind. Dieser Versuch soll in anderem Zusammenhang veröffentlicht werden. Auch das 4. Experiment wurde nur selten ausgeführt, da die präs. Epidermis erwartungsgemäss sich ebenso verhielt wie die der Gesichtsregion, über die schon 1933 berichtet wurde.

Die mit Mesenchym ecto- oder mesodermaler Herkunft versehenen Stücke (Abb. 1a—c) hatten eine grosse Neigung auf dem Glasboden festzuwachsen und sich zu einer flachen Scheibe auszubreiten. Dadurch verloren sie für unser Experiment ziemlich an Wert, weil die formalen Bedingungen für die Entwicklung der Organe ungünstig wurden und häufig auch Zellen verloren gingen. Es ist mir im Jahr 1933 nicht in jedem Fall gelungen, die Abrundung zu erreichen. Die Lagerung auf der äusseren Epidermisfläche schien sie, wohl infolge der bald einsetzen-

den Bewimperung der Epidermis, zu begünstigen. Meine diesjährigen Experimente sprechen dafür, dass eine geringe Erhöhung der Ca-Ionen im Medium die Abkugelung der Isolate fördert. Reine praesumptive Epidermis ist nicht festgewachsen (Abb. 1d).

Nach der Fixierung wurden die Isolate mit Boraxkarmin total gefärbt und die Schnitte mit Pikrinsäure-Indigokarmin nachgefärbt. Die blasigen Stücke sind bei der Fixierung meist etwas geschrumpft.

Die Spender wurden ebenfalls aufgezogen. Die Defekte liegen zwischen der Gehör- und Extremitätenregion. Sie werden wohl weitgehend, aber nicht vollständig reguliert. Die kurze zusammenfassende Beschreibung der Spender des Exp. 2 mag dies näher beleuchten.

III. ÜBERSICHT ÜBER DIE ENTWICKLUNG DER SPENDER (SPEZIELL NACH ENTFERNUNG DER PRÄS. EPIDERMIS UND DES MEDULLARWULSTES. EXP. 2).

19 Spenderkeime wurden im Exp. 2 6—16 Tage nach der Operation fixiert. Im allgemeinen schloss sich bei ihnen die Medullarplatte schön zur Rinne und zum Rohr, wobei naturgemäss der Medullarwulst auf der operierten Seite eine deutliche Schwächung zeigte. Der Epidermisdefekt wurde sehr bald ausgeglichen, sodass am Embryo mit kleiner Schwanzknospe keine Wunde mehr zu beobachten war. Der Verlust an Mesodermzellen beim Zusammenschluss der Wundränder war sehr gering, und er ist wahrscheinlich ohne Bedeutung. Im Stadium mit sprossenden Kiemenstämmchen waren die Larven regelmässig in der Kiemenregion auf der Operationsseite mässig eingebogen; die Kiemenstämmchen standen zu eng und waren zu schwach entwickelt. Auch die Haftfäden, Extremitäten und Vornierenanlagen der Operationsseite zeigten meist eine schwächere Ausbildung als auf der normalen Seite. Diese mehr quantitativen als qualitativen Defekte glichen sich im Laufe der weiteren Entwicklung, bis etwa zum vollständigen Verbrauch des Dotters, nicht vollständig aus. In der Regel blieb eine deutliche Einbiegung nach der Operationsseite, eine Schwächung, genauer Verkürzung des Kiemenkorbs, der Kiemenstämmchen, des Haftfadens und der Extremität zurück. Die Zahl der Kiemenstämmchen war in 11 von 18 Fällen normal, in 3 Fällen waren nur 2, in einem Fall nur 1 und in 3 Fällen kein Stämmchen vorhanden.

Die Schnittuntersuchung bestätigte die am Leben beobachtete Regulationsfähigkeit. Untersucht wurden vor allem die durch die Operation direkt betroffenen Organe, wie Gehirn, Rückenmark, Gehörblase und Kiemenknorpel. *Gehirn und Rückenmark* zeigten von der Medulla oblongata bis zum 6. Segment in den meisten Fällen eine

schwache bis mässige Asymmetrie, bei 2 Fällen von 19 waren sie offensichtlich ganz symmetrisch. Die *Kiemenknorpel* waren in 5 Fällen vollständig entwickelt, doch waren sie dabei deutlich schwächer und ihr Korb meist etwas zu kurz. In 4 Fällen von 16 zeigten sie mässige Defekte, d. h. ihre Zahl und Anordnung entsprachen nicht dem normalen. 6 Fälle zeigten starke Störungen sowohl in der Zahl der Kiemenbögen als auch in der Anordnung. Mundhöhle und Kiemenspalten waren entsprechend gestört. — Die *Gehörblase* fehlte in 6 von 19 brauchbaren Fällen vollständig, in 9 Fällen war nur eine einfache Blase vorhanden. 3 Fälle zeigten Gehörblasen mit unvollkommen entwickelten Bogengängen, und nur ein Fall wies eine ungefähr normal entwickelte Gehörblase auf. Die Grösse der Blasen war im allgemeinen sehr viel geringer als auf der normalen Seite. Auch ihre formale und histologische Ausbildung stand meist sehr beträchtlich hinter den normalen zurück. Von 11 brauchbaren Fällen ist nur 1 Fall sehr gut, 8 Fälle sind mässig und 2 schlecht ausgebildet. Es wäre nicht ohne Interesse festzustellen, wie weit diese defekten postgenerierten Gehörblasen bei längerer Zucht sich vervollständigen könnten.

Die Defektentwicklung des Visceralskeletts entspricht den Ermittlungen von Stone (1922, 1929 a), Raven (1931 und später) u. a. Die mehr oder weniger vollständige Postgeneration der Gehörblasen wurde von Eisinger und Sternberg (1924), Kaan (1926), Bando (1929) u. a. beobachtet.

IV. ISOLATION VON PRAESUMPTIVER EPIDERMIS, MEDULLARWULST UND ENTOMESODERM.

In dieser Serie wurde praesumptive Epidermis, Medullarwulst und Entomesoderm isoliert (Abb. 1 a). Der Versuch wurde 28 mal ausgeführt. Alle Keime waren Triton alp. Das Operationsstadium war wieder die frühe Neurula, d. h. Keime mit eben erkennbaren bis schön erhobenen Medullarwülsten. 9 Keime wurden links, 19 rechts operiert.

Die Isolate waren nach der Entnahme ziemlich dick, da die Entomesodermschicht besonders dorsal unter dem Medullarwulst sehr beträchtlich ist. Sie wurden auf die Epidermis gelegt und rollten sich überraschend gut nach innen ein. Einen halben Tag nach der Operation waren sie unregelmässig nierenförmig und vollkommen von Epi-

dermis bedeckt. In der Folge waren 14 festgewachsen und 14 freigeblieben.

Die freien Stücke waren 4 Tage nach der Operation ungefähr zu 2/3 blasig; das kompakte Drittel war mehr oder weniger scharf abgesetzt. 11 Tage nach der Operation bildeten sie sehr schöne glatte Blasen, von kugeliger bis ellipsoider Form mit viel Pigment und Mesenchym. Einige wurden 14 Tage lang gezüchtet. Sie hatten an ihrem ellipsoiden Körper meist eine kleine Spitze gebildet, die den Versuch andeutete, eine Extremität anzulegen. Das sehr reichliche Mesenchym durchsetzte ziemlich dicht die ganze Blase. Viele Melanophoren fanden sich in verschiedenem Kontraktionszustand über die Oberfläche verteilt und streckten sich mit dem Mesenchym in die Tiefe. Eine Längsseite der Blase war meist etwas höckerig und zeigte grünes Pigment. Unter ihr lag offenbar der neurale Teil. Auch Goldpigmentzellen wurden beobachtet. Infolge der starken Mesenchymentwicklung liess sich im Innern wenig erkennen. In frühen Stadien wimperte die bedeckende Epidermis, in späteren war sie etwas klebrig.

Die festgewachsenen Isolate entwickelten sich wesentlich langsamer. Sie blieben kompakt. Oft war der neurale Teil ohne Epidermisbedeckung. Die Pigmentierung wurde von ihnen ebenfalls durchgeführt.

17 Fälle wurden 7—14 Tage nach der Operation fixiert, 12 als freie Blasen, 7 als kompakte, festgewachsene Stücke. Sie werden hier gemeinsam behandelt.

Die Schnittuntersuchung ergab folgenden Befund. Die bedeckende *Epidermis* ist bei den Blasen grösstenteils dünn, zum kleineren Teil, und zwar im Bereich des neuralen Teils und der Gehörblasen, etwas verdickt. Sie ist wohl meist zweischichtig, mit einer deutlichen Basallamelle ausgestattet und von einer sehr feinen Bindegewebslage mit Melanophoren unterlagert. Stets finden sich *Sinnesknospen* der Seitenlinien in der Epidermis. Sie liegen meist in der Nachbarschaft der Gehörblasen, wo ja auch im normalen ihre Hauptanlagen sich befinden. Ihre Zahl ist jedoch gering und entspricht keinesfalls dem normalen. Ferner zeigt die Epidermis häufig einzellige *Drüsenzellen* in verschiedenem Füllungs- bzw. Entleerungszustand. Alle

Isolate besassen ein ziemlich grosses Stück *neurales Material.* Es war stets, auch wenn es von keiner Epidermis bedeckt war, ausgezeichnet in Ganglien- und Fasermassen differenziert. Ja selbst kleine Nerven wurden beobachtet. Die Form war verschieden. Ein dünnes Dach liess aber regelmässig erkennen, dass ein Stück Rhombencephalon gebildet worden war. Meist waren es auch mehrere zusammenhängende Stücke, die wohl verschiedene Gehirnabschnitte darstellten. — An den Gehirnteil angelehnt findet man meist auch eine *Gehörblase.* Ihre Form ist gewöhnlich ellipsoid. Im günstigsten Fall ist ein Ductus endolymphaticus entwickelt und die Abschnürung eines Bogengangs gerade angedeutet. Sinnesepithelien sind in der Regel ebenfalls vorhanden. Neben den Gehörblasen finden sich auch häufig *Ganglien.*— Ferner enthalten alle Isolate *Vornieren.* Sie sind, wie zu erwarten, unregelmässig ausgebildet. Aber einige Fälle besitzen auch Vornierentrichter, die durch ihre Lage zum umgebenden Mesoderm (Somatopleura), ihre besondere Gewebsbeschaffenheit und ihre starkeWimperung kenntlich sind. — Weiterhin lassen sich folgende Elemente feststellen. *Muskelfasern* fanden sich in sehr verschiedner Menge. Meist sind es nur einige gelockerte Züge. Nur ein Fall (H21, der auch ein Chordafragment besitzt) zeigt einige Muskelsegmente. — Zum flachen unregelmässigen Epithel geordnete Zellen umfassen in der Regel einen nicht unbeträchtlichen, etwas exzentrisch gelegenen Hohlraum und lassen auf *Peritoneum* und *Leibeshöhle* schliessen. In dem mutmasslichen Peritoneum liegen auch die schon oben erwähnten Vornierentrichter. Eine dichte linsen- oder knospenförmige Gruppe von Mesenchym liegt peripher unter der manchmal etwas vorgestülpten Epidermis. Sie bildet die mesodermale *Extremitätenanlage* und hat in einigen Fällen in ihrem Zentrum einen schwachen Knorpelkern. — Ein Bindegewebsstrang oder -Zapfen durchsetzt meist den Hohlraum der Leibeshöhle. Er zeigt häufig Melanophoren. Zwischen seinen Maschen liegen meist einige freie, rundliche Zellen, die offenbar *Blutzellen* darstellen. Der Strang oder Zapfen gehört zweifellos zur *Herzanlage.* Im Leben beobachtet man nämlich, dass die rhythmisch sich kontrahierenden Herzmesenchymstränge, die die Hohlräume der Blasen durchziehen, in der Regel zapfen- oder knopfförmige Verdickungen aufweisen. Zwischen der Epidermis und dem

Peritoneum findet sich weiterhin ein lockeres, netzförmiges *Bindegewebe*. Es ist mindestens von zweierlei Art. Die eine Art ist dotterfrei und als Bindegewebe hoch differenziert; die andere kann noch reichlich Dotter besitzen. Letztere findet sich besonders zwischen dem Gehirnteil und der Gehörblase. In einigen Fällen findet man schliesslich eine Gruppe von freien Zellen, offenbar zusammengeschwemmt, in einer Ecke der Leibeshöhle. Sie fallen durch ihre mit Boraxkarmin intensiv gefärbten grossen Kerne auf und sind in jungen, dotterhaltigen Stadien kugelig, in älteren spindelförmig. Es sind offensichtlich *Blutzellen*.

Zu diesen regelmässigen Befunden kommen noch einige seltene Einzelheiten. Bei 2 Fällen fanden sich je ein Augenfragment und eine Nase (H179,259). Das *Augenfragment* ist jedesmal sehr klein und besteht hauptsächlich aus Tapetumzellen und einer Spur Retina. Die *Nase* ist im Gegensatz dazu vollständig, in einem Fall sogar sehr gut und typisch entwickelt. Ein Fall zeigt ein kleines Chordastück und einige Muskelsegmente (H21).

Genauer beschrieben wird der vollkommenste Fall H 259. Er ist freilich nicht ganz typisch, da er eine Nase und ein Augenfragment, aber nur wenig Vorniere entwickelt hat. Ich ergänze ihn daher durch eine kurze Beschreibung eines Falls mit Vorniere (H 30).

1933. H. 259. Is. (Abb. 2 a—e)

Einer alp.-Neurula mit klar erhobenen Medullarwülsten wurde entsprechend der Abb. 1 a die praes. Epidermis, der Medullarwulst und das unterlagernde Entomesoderm entnommen und in Holftreterlösung gezüchtet. Das Isolat wurde auf die Aussenseite gelegt und rollte sich gut nach innen ein. — 17 Std. nach der Oper. hatte es Nierenform angenommen. Es war nicht festgewachsen. — Ca. 5 Tage nach der Oper. bildete es einen ellipsoiden, blasigen Teil, dem ein ungefähr halb so grosser, birnenförmiger, kompakter Teil aufsass. Melanophoren waren schön entwickelt. — 12 Tage nach der Oper. war das Isolat stumpf birnförmig und blasig. Das kurze Stielende war kompakt. Reichlich Mesenchym erfüllte die Blase. Das Isolat war stark mit schwarzen und gelben Pigmentzellen besetzt. Auch etwas Goldpigment war vorhanden. — 14 Tage nach der Oper. war das Isolat (Abb. 2 a) noch etwas stärker blasig und seine Form war noch etwas stumpfer geworden. Das kompakte Stielende (St.) war grün-braun pigmentiert und etwas kleb-

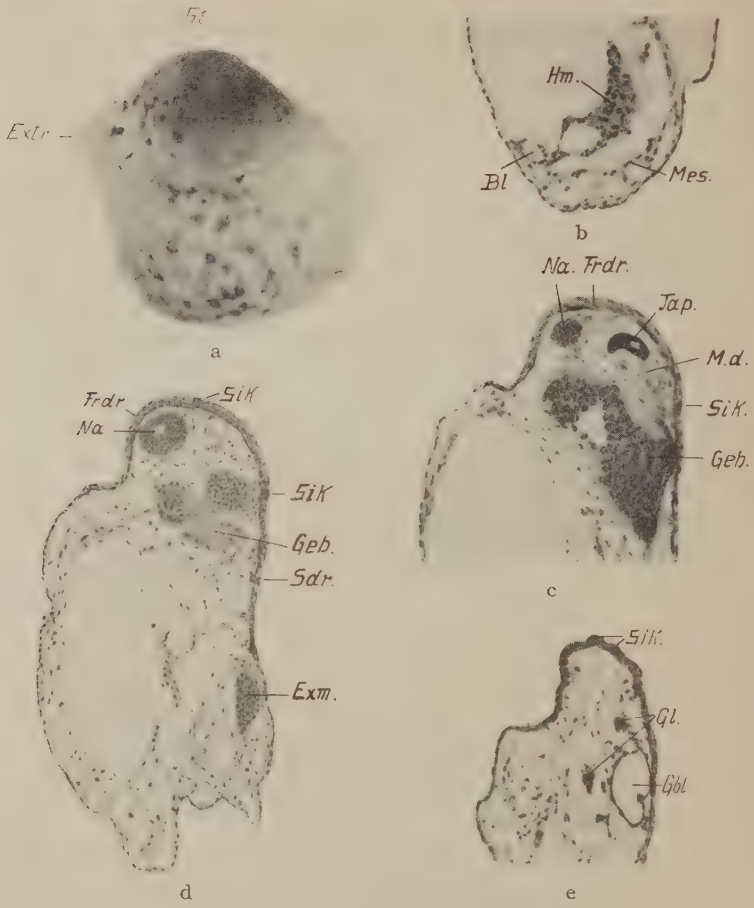


Abb. 2 a—e. 1933, H. 259. Is. — a. Totalansicht, 14 Tage nach Oper. Extr. Extremitätenanlage; St. Stielende; Vergr. ca 37. — b—e. Schnitte durch das Isolat, oben-zephal, unten- ungefähr caudal. Vergr. ca 60. Bl. Blutzellen im Gefäss; Ex m. Mesenchym der Extremitätenanlage; Fr dr. Frontaldrüsen; Gbl. Gehörblase; Geh. Gehirnteil; Gl. Ganglien; Hm. Herzmesenchym; Mes. Mesenchym bzw. Bindegewebe; Md. dotterreiches Mesenchym; Na. Nase; Sdr. Schleimdrüsen; Sik. Sinnesknospen des Seitenliniensystems.

rig. An der Seite war ein spitzer Vorsprung, die Extremitätenanlage (Extr.), entstanden. Das Innere war stark mit Mesenchym durchsetzt. In diesem Stadium wurde fixiert. Bei der weiteren Behandlung schrumpfte das Isolat mässig, etwa zu ellipsoider Form, ein.

Die Schnittuntersuchung ergab folgende Verhältnisse (Abb. 2b -e): Stark exzentrisch befindet sich ein grosser Hohlraum, der einerseits, d. h. wohl ventral, eine sehr dünne, andererseits, also wohl dorsal, eine dicke Wand aufweist. Beide Wände gehen allmählich ineinander über. Die dünne, ventrale Wand besteht aus einer feinen zweischichtigen Epidermis mit einer ebenfalls sehr feinen Mesodermunterlage. Die dicke, dorsale Wand enthält sehr reichlich lockeres Mesenchym, in das verschiedene Organe eingelagert sind. In ihr lässt sich ein zephaler und ein mehr caudaler Teil unterscheiden. Der zephale Teil entspricht dem stark pigmentierten, kompakten Stielbezirk der Blase (Abb. 2 a. St.). Er enthält eine Nase, ein Augenfragment, eine Gehörblase mit Ganglien und Gehirn. Die Nase (Na.) ist sehr gut und charakteristisch ausgebildet. Sie besitzt einen kleinen, ungefähr kugeligen Hohlraum, und die an ihn angrenzenden radiärgestellten Zellen zeigen an ihren inneren Enden dicke Pigmentkörner. Ein Naseneingang lässt sich nicht feststellen. Das Augenfragment (Tap.) besteht nur aus einem kleinen, schüsselförmigen Stück Pigmentepithel. Retinazellen fehlen. Die Gehörblase (Gbl.) ist ziemlich gut ausgebildet. Bei ovaler Grundform zeigt sie mehrere Einschnürungen, die offenbar den Versuch erkennen lassen, Bogengänge zu bilden. Ausserdem findet man einen Ductus endolymphaticus und mehrere Sinnesepithelbezirke. In der Nachbarschaft der Gehörblasen liegen auch einige lockere Ganglien (Gl.). Die Epidermis über dem dorso-zephalen Bezirk der Isolatblase ist ziemlich dick, d. h. ein cubisches, zweischichtiges Epithel. In ihr liegen viele einzellige Frontaldrüsen (Fr dr.) und Sinnesknospen des Seitenliniensystems (Sik.). Auf der Dorsalseite der Blase zieht sich von zephal nach caudal das Gehirnfragment hin (Geh.). Es ist auf keinem der Schnitte in seiner ganzen Ausdehnung getroffen und besitzt eine beträchtliche Länge. Die Form ist unregelmässig. Es hat aber zweifellos den Charakter des Rhombenzephalon, da ein nicht unbeträchtlicher Teil der Wand sehr dünn ist. Histologisch ist es vollständig durchdifferenziert mit klar geschiedenen Ganglien- und Faserbezirken. Im caudalen Bereich des Isolats liegt die Extremitätenanlage (Ex m.). Sie fällt durch die dichte Anhäufung der Mesenchymzellen auf. Ferner findet sich in der Wand des Hohlraumes und gegen den Hohlraum selbst vorspringend eine bedeutende Masse von dicht gedrängten, dotterreichen Zellen, die wohl zur Herzanlage gehören und als Herzmesenchym (Hm.) bezeichnet werden. In ihren Randgebieten bilden sich anscheinend Gefässe (Bl.) und freie Blutzellen von spindelförmiger Gestalt. Auch beob-

achtet man stets einige kompakte, anscheinend nekrotische Kerne. Die Menge der Blutzellen ist aber gering. In der Epidermis des caudalen Bereichs beobachtet man, wiederum, besonders dorsal, ziemlich häufig grosse, einzellige Drüsen (Sdr.). Sie drängen sich breit halbkugelig über die Oberfläche vor. Ihr Kern liegt an der Basis. Das Plasma ist hell. Es sind Leydig'sche Drüsenzellen. Sie sind von den offenbar andersartigen Frontaldrüsen (s. Holtfreter 1933, p. 625) zu unterscheiden. In der Wand des Blasenhohlraumes liegt auch ein winziges Stück eines Vornierenganges. Die Wand selbst ist kein vollkommenes Epithel, sodass man im Zweifel sein kann, ob man sie als Peritoneum auffassen soll; teilweise dürfte sie wohl auch zur Anlage des Herzens und des Herzbeutels gehören. Hochdifferenziertes, netzförmiges, nahezu dotterfreies Bindegewebe ist reichlich vorhanden. Zwischen Gehörblase und Auge liegt ziemlich dotterreiches Mesenchym ohne erkennbare Differenzierung (M. d.). Muskeln sind nur in sehr geringem Masse vorhanden.

1933. H. 30. Is. (Abb. 3).

Das Isolat von H. 30 wurde 10 Tage nach der Operation fixiert. Es bildete, ähnlich dem der Abb. 2a, eine kugelige bis stumpf-birnförmige Blase mit viel Pigment. Dieses war an einer bestimmten, offenbar der rostralen, Oberflächenregion besonders stark entwickelt. Bei der Schnittuntersuchung wurden eine Extremitätenanlage, ein Gehirnfragment, gute Sinnesknospen des Seitenliniensystems, reichlich Vornierengänge und einige Muskelfaserzüge nachgewiesen. Sehr reichliches Mesenchym bzw. Bindegewebe umschloss einen ungefähr zentral gelegenen Hohlraum. Die Gehörblase war zweifelhaft. Die Abb. 3 gibt einen Schnitt durch das Isolat. Man sieht darauf das Gehirnstück mit dem dünnen Dach (Geh), reichlich Mesenchym, den zentralen Hohlraum (Lh) und in seiner Wandung die Vorniere. Diese lässt strukturell zweierlei Teile unterscheiden: das Kanalsystem (Vg) und die Trichter (Vtr). Die

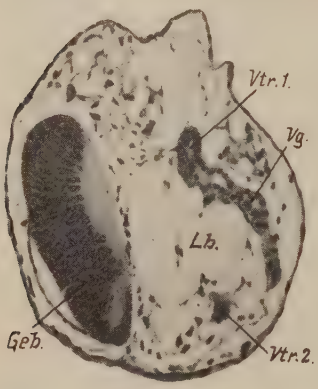


Abb. 3. 1933, H. 30, Is. Schnitt. Vergr. ca 80. Geh. Gehirnfragment; Lh. Leibeshöhle?; Vg. Vornierengang; Vtr. 1. und Vtr. 2. Vornierentrichter 1 und 2.

Vornierenkanäle sind etwas geschlängelt und bauen sich aus grossen cubischen Zellen mit weit gestellten Kernen auf. Sie sind nahezu dotterfrei. Im Lumen ist keine Wimperung zu erkennen. Die Trichter dagegen haben dichtgestellte Zellen und Zellkerne. Sie besitzen auffallend viele Dotterkörner, die peripher von den Zellkernen angehäuft sind. Im Lumen findet man lange, kräftige Wimpern. Offenbar sind zwei Trichter vorhanden, von denen aber nur einer klar zu erkennen ist.

V. ISOLATION VON PRAESUMPTIVER EPIDERMIS MIT ANGRENZENDEM MEDULLARWULST.

Das Experiment wurde 36 mal ausgeführt; 33 mal am alp.-Keim und 3 mal am Axolotl-Keim. Operationsstadien waren stets junge Neurulen. Das Isolat umfasste das 2. und 3. Viertel des Medullarwulstes und die angrenzende Epidermis, diese in etwas verschiedner Ausdehnung, aber mindestens wie in der Abb. 1 b eingezeichnet. 30 mal wurde links, 6 mal rechts operiert. 8—12 Tage nach der Operation wurde fixiert. Zur mikroskopischen Untersuchung gelangten 26 Isolate.

9 Fälle von 36 rundeten sich ab und bildeten bald eine kugelige bis nierenförmige Blase mit reichlich schwarzem und gelbem Pigment. Im Innern zeigten sich mehr oder weniger grosse Gehirnteile und reichlich Mesenchym, aber keine kontraktilen Mesenchymstränge (Herz). Gehörblasen waren im lebenden Zustand nicht zu beobachten.

Die 9 blasigen Gebilde enthalten setets einen kleinenKomplex neuraler Substanz, Mesenchym und Pigment. — Der *neurale Komplex* ist von verschiedener Grösse und von unregelmässiger Form. Die Differenzierung in Nervenzellen ist recht gut; regelmässig sind auch Faserbezirke von Ganglienbezirken gesondert und oft sind auch Hohlräume entwickelt. — Das *Mesenchym* liegt mit seiner Hauptmasse im Bereich der neuralen Komplexe. Es tritt in verschiedner Form auf, nämlich als feine Lamelle unter der Epidermis, ferner als Mesenchymstränge, bzw. Mesenchymlamellen, in denen die neuralen Teile aufgehängt sind, und schliesslich noch als Einzelzellen. Diese können

ungefähr kugelig und stark dotterhaltig oder auch zu spindeligen Bindegewebszellen differenziert sein. — Die Blasen enthalten stets reichlich schwarze und auch regelmässig gelbe Pigmentzellen. Beide sind in unseren Fällen ecto-mesodermal. Die Melanophoren breiten sich unter der Epidermis aus, durchsetzen das Mesenchymgerüst und können die neuralen Komplexe mehr oder weniger eng umfassen. — Die *Epidermis* ist anscheinend nur im Bereich der stark blasigen Bezirke normal entwickelt. Hier besteht sie aus einem flachen doppelten Plattenepithel und ist von einer sehr feinen Cutis-Zellage unterschichtet. In der Umgebung der neuralen Komplexe nimmt ihre Dicke stark zu. Regelmässig bildet sie dann ein Pflaster- oder Zylinderepithel, in dem einzelne Zellen durch homogenes Plasma auffallen, andere noch stark dotterhaltig sind. Die ersteren stellen wahrscheinlich Drüsenzellen dar (*Frontaldrüsen*) und sind wohl verantwortlich für das klebrige Sekret, das die Isolate ausscheiden. Sinnesknospen der Seitenlinie werden in der Epidermis auffallenderweise nicht gefunden. — Bei 6 von den blasigen Isolaten finden sich im Innern auch kleine Epithelbläschen, die man als *Gehörblasen* deuten kann. Meist sind sie klein, einschichtig, dotterreich und mit klarem Lumen versehen. Nie findet sich eine eindeutige Differenzierung von Sinnesepithel-Bezirken oder gar die Ausbildung von Bogengängen. Bei 3 von den 9 Blasen fehlt jede Andeutung einer Gehörblase.

Genauer beschrieben werden H 24, eine schön pigmentierte Blase ohne Gehörblase, und H 35, der für die Hörblasenbildung am meisten positive Fall.

Die meisten Isolate (24 von 35) sind am Boden der Zuchtschalen festgewachsen. Anfangs bilden sie ein langes Halbellipsoid, dessen epidermale Bedeckung bald eine mehr oder weniger ausgedehnte, wimpernde, feinepitheliale Auswachsfläche anlegt. Je grösser sie wird, desto flacher gestaltet sich der kompakte Teil des Wulstmaterials. Bis in die äussersten Bezirke der Auswachsfläche werden Pigmentzellen gebildet. Ungefähr 8 Tage nach der Operation zieht sich häufig die Epithelfläche wieder zurück und bildet dann über dem zentralen Teil eine kapuzenförmige, schrumplige Epidermis. Unter ihr findet sich dann häufig ein neuraler Zellkomplex und eine Anzahl kugeliger, lockerer Zellen.

17 derart festgewachsene Isolate wurden fixiert. Sie schienen für die Frage der Gehörblasenbildung nicht gerade günstig, da die äusseren Verhältnisse auf die Formbildungsvorgänge zweifellos hemmend wirken mussten. Die Schnittuntersuchung hat aber angenehm enttäuscht.

Die Zusammensetzung der festgewachsenen kompakten Isolate ist ähnlich wie die der blasigen freien. Ihre *Epidermis* zeigt allerdings kaum irgendwo einen normalen Bau. Da ihre ausgewachsenen Bezirke sich bei der Loslösung zur Fixierung zusammenzogen, ist sie meist zu dick und mehrschichtig. Auch enthält sie noch reichlich Dotter. Besondere Bildungen wie Sinnesknospen der Seitenlinie fehlen. In der Regel ist sie nach innen durch eine Basallamelle begrenzt und ziemlich unvollkommen durch Melanophoren und flache Mesenchymzellen unterlagert. Der *neurale Teil* kann von der Epidermis bedeckt oder auch nackt sein. Er ist in beiden Fällen differenziert, enthält Ganglien- und Faserbezirke und kleine Lumina. Doch ist die Formbildung mangelhaft. Das *Mesenchym* bildet mit seiner Hauptmenge ziemlich dicke Massen, die als Füllmaterial zwischen den neuralen Teilen und der Epidermis liegen. Dabei sind die Zellen dotterreich, unregelmässig kugelig und ohne bestimmte Differenzierung. Dazu kommen meist noch Zellen in geringerer Zahl, die höher differenziert sind und die Epidermis flach unterlagern. Differenzierte Muskeln und Knorpel fehlen. In 9 von 16 brauchbaren Fällen fanden sich Epithelbläschen, die als primitive *Gehörbläschen* aufgefasst werden können. Sie sind in das Mesenchym eingebettet und an die neuralen Teile eng angelehnt. Wie bei den blasigen Isolaten hat aber auch hier keines die Form oder Differenzierung einer Gehörblase klar erreicht. Stets bilden sie ungefähr kugelige Bläschen mit einschichtigem, dotterreichem Epithel ohne Andeutung von Sinnesepithelien, bleiben also weit hinter der Differenzierung der normalen Gehörblasen zurück. — Näher beschrieben wird H 41.

1933. H 35 Isol. (*Abb. 4a, b*).

Verwandt wurde eine alp.-Neurula mit schön erhobenen und ein wenig genäherten Medullarwülsten. Bei der Lösung des Isolats wurde hart am inneren Wulstrand geschnitten, doch lag der Schnitt caudal

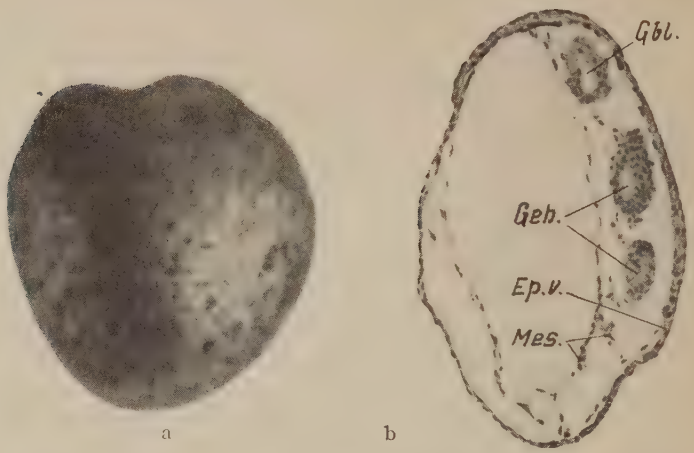
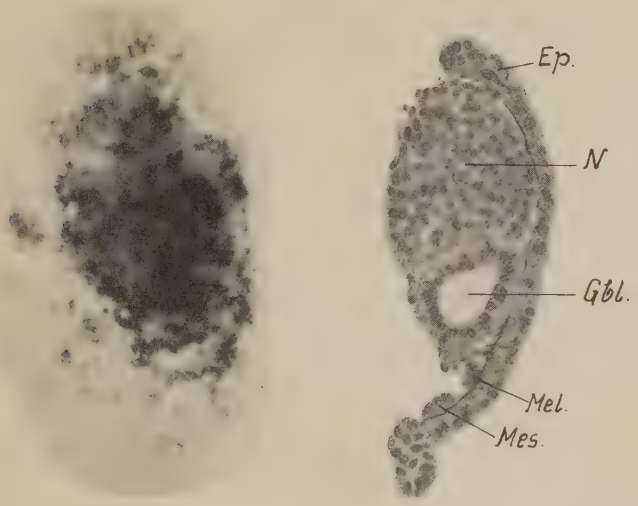


Abb. 4 a, b. 1933, H. 35, Is. — a. Totalansicht, 8 Tage nach Oper. Vergr. ca 50. — b. Schnitt. Ep. v. Epidermis verdickt; Gbl. Gehörblase; Geh. neurale Stücke; Mes. Mesenchym bzw. Bindegewebe. Vergr. 90.

ziemlich nahe der Mediane. — 1 Tag nach der Oper. war das Isolat frei und kompakt. Es hatte kurz-keulenförmige Gestalt und war winklig eingeknickt. — Ungefähr 4 Tage nach der Oper. war es annähernd kugelig und zur Hälfte blasig, bzw. kompakt. Es hatte schon reichlich Pigmentzellen. — 8 Tage nach der Oper. wurde das Isolat fixiert (Abb. 4a). Seine Form war wie früher ungefähr kugelig. Die Wand war unregelmässig verdickt und wenig durchsichtig. Schwarze und gelbe Pigmentzellen waren reichlich vorhanden.

Bei der Schnittuntersuchung liessen sich ein neuraler Teil, eine Gehörblase, Mesenchym und Frontaldrüsen nachweisen. Der neurale Teil (Abb. 4 b, Geh.) ist von unregelmässiger Form, sodass er auf dem abgebildeten Schnitt zweimal getroffen ist. Er ist ziemlich gut differenziert. Ganglien- und Faserbezirke sind abgegrenzt. Auch zeigt er ein Lumen, das wie das Rhombenzephalon von einem dicken Boden und einem dünnen Dach begrenzt wird. Dotter ist noch reichlich vorhanden. Die Gehörblase (Gbl.) ist ungefähr hantel- bis kurz birnenförmig. Ihre Wand wird von einem einschichtigen und ziemlich gleichmässig dicken Epithel gebildet; doch sind die Zellen bzw. Kerne im Stielbereich weniger dicht gedrängt und dotterreicher als im Grunde der Gehörblase. Bogengänge und Sinnesepithelien sind noch nicht erkennbar. — Das Mesenchym oder Ektomesoderm ist ziemlich reichlich vor-



a b

Abb. 5 a, b. 1933. H. 41. Is. — a. Totalansicht, Vergr. ca 50. — b. Schnitt. Ep. Epidermis; Gbl. Gehörblase; Mel. Melanophoren; Mes. Mesenchym-Ectomesoderm; N. neuraler Komplex. Vergr. 164.

handen. Sein Habitus ist einheitlich. Es enthält nur noch mässig viel Dotter. Unter der Epidermis bildet es eine feine Cutislage; ferner findet man Netze, Stränge und Lamellen, die den neuralen Teil und die Gehörblase umfassen und sich um einen etwas exzentrisch gelegenen Hohlraum ordnen. Es ist von vielen Melanophoren durchsetzt. Herzstränge, Herzmesenchym und Blutzellen fehlen. Auch die bei den Isolaten mit Entomesoderm gefundene linsenförmige Wandverdickung wird vermisst. — Die Epidermis ist im allgemeinen dünn, zweischichtig und von Zellen mit Vakuolen aufgebaut. Über dem Gehirnteil zeigt sie aber eine mässige Verdickung mit Frontaldrüsen. Sinnesknospen der Seitenlinie fehlen.

1933. H 41 Is. Trit. alp. (*Abb. 5 a, b*).

Bei der Operation war der Keim eine frühe Neurula mit eben angedeuteten Medullarwülsten. Isoliert wurde linksseitig Medullarwulst und Epidermis des 2. und 3. Keimviertels (Abb. 1 b). 18 Stunden nach

der Oper. war das Isolat lang, ellipsoid bis wulstförmig, kompakt mit glatter Oberfläche. Zwei Drittel seiner Längsfläche waren am Glasboden festgewachsen. — 4 Tage nach der Oper. war eine riesige, epidermale Auswachsfläche vorhanden. Sie bedeckte einen kompakten, halbellipsoiden Kern mit einigen Melanophoren. — 7 Tage nach der Oper. war das Isolat flach schildförmig und mit breiter Fläche festgewachsen. Viele Melanophoren waren gebildet. Zellverlust war nicht aufgetreten. — 10 Tage nach der Oper. war der Zustand im wesentlichen derselbe (Abb. 5 a), doch begann die Epidermis sich zurückzuziehen. Neben schwarzem war auch gelbes Pigment gebildet. In diesem Stadium wurde fixiert und dann quer geschnitten.

Bei der Schnittuntersuchung fanden sich Epidermis, neurales Gewebe, Mesenchym, Pigmentzellen und eine primitive Gehörblase (Abb. 5 b). Die Epidermis (Ep.) hat sich bei der Loslösung von der Unterlage zusammengezogen und am Rand eingerollt, sodass sie eine flache Schüssel bildet. Sie ist ein- bis zweischichtig und enthält noch mässig viel Dotterkörner, die hauptsächlich proximal in den Zellen liegen. Distal erscheint ihr Plasma homogen, wobei die Pigmentkörnchen im allgemeinen nicht ganz an die Oberfläche heranreichen, sodass der Eindruck eines cuticularen Randes entsteht. Die Zellen enthalten auch helle Vacuolen, auf deren Oberfläche manchmal die Pigmentkörner massiert sind (Pigmentvakuolen). Sinnesknospen der Seitenlinie fehlen. —Der neurale Komplex (N) ist ziemlich gross und einigermassen abgerundet. Auf einigen Schnitten macht er sogar einen ziemlich symmetrischen Eindruck. Er besitzt keine Hohlräume und keine Faserbezirke. Seine Zellen sind noch sehr dotterreich. — Das Mesenchym (Mes.) besteht in seiner Hauptmasse aus groben, dotterreichen cubischen Zellen, die ungefähr ein Drittel des Schüsselraumes einnehmen. Daneben finden sich aber auch feine spindelförmige Zellen, die die Epidermis unterlagern und die neuralen Teile umfassen. Melanophoren (Mel.) finden sich in grosser Zahl an der Basis der Epidermis. Die Xanthophoren sind im gefärbten Präparat nicht zu erkennen. — Die Gehörblase zeigt eine für diese Gruppe sehr gute Ausbildung. Sie ist stumpf birnenförmig, von beträchtlicher Grösse und erstreckt sich über 11 Schnitte, ist also ungefähr ein Viertel so lang wie die normale Gehörblase des nahezu gleichaltrigen Spenders. Das Stielende ist nach distal gerichtet. Zwei Drittel ihres Umfangs lehnen sich an den neuralen Komplex an. Eine dünne Schicht von spindeligen Mesenchymzellen liegt zwischen beiden. Das Gehörblasenepithel ist klar einschichtig und ziemlich gleichmässig dünn; proximal scheinen seine Zellen gedrängter zu stehen, was auf die Bildung von Sinnesepithelien hinweist. Die Zellkerne stehen am inneren Epithelrand. Sehr viel Dotter- und Pigmentkörner sind gleichmässig über die Zellen verteilt.

VI. ISOLATION VON PRAESUMPTIVER EPIDERMIS MIT DEM UNTERLAGERNDEN ENTOMESODERM.

Die praesumptive Epidermis mit dem darunterliegenden Mesoderm wurde in dem auf der Abb. 1 c dargestellten Umfang in 15 Fällen isoliert gezüchtet. Die Isolate entwickelten sich nicht sehr günstig, da 9 auf der Unterlage festwuchsen und nur 6 sich abschlossen und freie Blasen bildeten.

Die freien Isolate waren schon 4 Tage nach der Operation bewimpert und ein wenig blasig aufgetrieben. 12 Tage nach der Operation wurden sie als schöne kugelige bis ellipsoide Blasen fixiert. Sie waren dünnwandig, wimpernd und vollkommen frei von Pigmentzellen. Das Mesenchym lag in verschieden grossen Komplexen der Wand an und durchzog mit einem feinen, unregelmässigem Gitter den Blasenhohlraum, wobei einzelne Stränge rhythmische Kontraktion zeigten, ohne aber ein gut geformtes Herz zu bilden. Gehörblasen waren nicht zu beobachten.

Die festgewachsenen Isolate waren 4 Tage nach der Operation flach kapuzenförmig. Einige wenige Zellen lagen teils kugelig, teils flach amöboid in der Nachbarschaft. Bei der Fixierung 12 Tage nach der Operation bildeten sie einen flachen, zentralen Komplex ohne erkennbare Differenzierung. Dieser war mehr oder weniger vollständig von einer dünnen, unebenen Epidermisplatte mit Randwulst bedeckt. An der Peripherie lagen zersprengte Mesodermzellen, die teils feine, amöboide, grosskernige Zellen bildeten, teils in Zerfall begriffen waren. Die Epidermisplatte wimperte. Pigmentzellen fehlten vollständig.

6 blasige und 6 festgewachsene Isolate wurden 11—14 Tage nach der Operation fixiert und geschnitten.

Die 6 blasigen Isolate zeigten im allgemeinen eine dünne Wand, die aus einer ziemlich normalen, zweischichtigen *Epidermis* und einer Cutislage bestand. Die Epidermiszellen besassen ziemlich grosse Vakuolen (Pigmentvakuolen), die dicht neben dem Kern bzw. in einer Kernmulde lagen. Die Vakuolen können so gross sein, dass man geneigt ist, an ein Sekretionsprodukt zu denken. Eigentliche Drüsenzellen, Frontal- und Leydig'sche Drüsen sind nicht so klar und

zahlreich entwickelt wie bei den Isolaten mit Medullarwulst und Entomesoderm, die im Abschnitt IV beschrieben wurden. Besonders Frontaldrüsen fehlen anscheinend vollständig. Leydig'sche Drüsen konnten dagegen einige Male nachgewiesen werden. Der Inhalt der Blasen besteht aus Vornieren, Mesenchym bzw. Bindegewebe und Blutzellen. — *Vornieren* finden sich überraschenderweise nur in 3 von 6 Fällen. Sie sind aber dann gut entwickelt und lassen ihrer Struktur nach verschiedene Gangsysteme unterscheiden. — Das *Mesenchym* ist reichlich vorhanden, aber nicht so reichlich wie im Experiment mit Medullarwulst + Entomesoderm. Es besteht aus netzförmigem Bindegewebe, das die Blasenwand bekleidet und auch den Blasenraum zu einem geringen Teil ausfüllt und im allgemeinen nur noch wenig Dotter besitzt. In der Blasenwand findet man manchmal *flache, linsenförmige Verdickungen,* die aus 4—6 Bindegewebsschichten bestehen. Ferner beobachtet man dotterreiche Mesenchymkomplexe, die oben als *Gefässmesenchym* bezeichnet wurden und die sich anscheinend in Gefässwände (Endothelien) und freie Zellen auflösen. Sie differenzieren sich aber beträchtlich später als die anderen Gewebe und liegen offenbar nahe der Vornierenanlage. Weiterhin sind lange feine Mesenchymstränge und -Flächen vorhanden (Herzstränge), die wohl den im Leben beobachteten *kontraktilen Mesenchymsträngen* entsprechen. In einem Fall (H 190) ist auch eine schwache Mesenchymlinse für eine *Extremität* angelegt. Schliesslich lassen sich freie Zellen, d. h. *Blutzellen,* beobachten. Sie finden sich regelmässig in der Nachbarschaft der Vornierengänge, offensichtlich in Gefässen, dann in dem dotterreichen Gefässmesenchym und auch frei in den grossen Hohlräumen der Isolatblase. Auch zwischen dem netzförmigen Bindegewebe befinden sich anscheinend freie Zellen. — Muskelfasern konnten nie mit Sicherheit festgestellt werden. Nasen, Augen, nervöse Teile, Haftfäden, Kiemen, Gehörblasen, Sinnesknospen und Chorda fehlen.

Die 6 festgewachsenen Fälle sind in der Schnittuntersuchung enttäuschend. Sie sind weit weniger durchdifferenziert als die Blasen, obwohl sie gleich alt sind. Die Epidermis zeigt meist einen schrumpeligen Randwulst. Über der Hauptmasse der Mesoderms ist sie gewöhnlich auch zu dick, kann aber auch einen ziemlich normalen Bau

aufweisen. Ihre Zellen sind häufig cubisch und halbkugelig aus dem Epithel vorgewölbt und mit starkem Cuticularand versehen. Sie zeigen starke Vakuolen. Sinnesknospen der Seitenlinie sind nicht festzustellen. Zum Erkennen von Drüsen sind die Verhältnisse zu unklar. In dem sehr dotterreichen Mesoderm lassen sich mit Sicherheit Vornierengänge feststellen. Einige Fälle zeigen auch Blutzellen und eine Cutisschicht unter der Epidermis. Die Hauptmasse des Mesoderms ist aber noch wenig klar differenziert.

Ein Fall, H. 196, wird näher beschrieben.

1933. H 196. Is. (Abb. 6 a—d).

Einer alp.-Neurula mit klaren aber noch nicht genäherten Medullarwülsten wurde die praesumptive Epidermis mit dem unterlagernden Entomesoderm entnommen und gezüchtet (Abb. 1 c). Ungefähr 4 Tage nach der Oper. hatte das Isolat ellipsoide Form und war nicht festgewachsen. Einige kugelige Zellen waren bei der Abrundung verloren gegangen. 8 Tage nach der Oper. war das Isolat blasig aufgetrieben. — 12 Tage nach der Oper. bildete es eine hantelförmige, dünnwandige, wimpernde Blase (Abb. 6 a) völlig ohne Pigmentzellen. Mesenchym war reichlich entwickelt. Es bildete schwache Wandverdickungen, eine quere Scheidewand und Stränge mit rhythmischer Kontraktion. In diesem Zustand wurde fixiert und längs geschnitten.

Bei der Schnittuntersuchung ergab sich folgendes (Abb. 6 b —d). Das Isolat ist durch eine tiefe, ungefähr zwei Drittel des Querdurchmessers umfassende Kulisse (Ku) in zwei nahezu gleich grosse Hälften geteilt. Die Kulisse besteht aus Mesoderm und teilweise aus Epidermis. Eine zweischichtige Epidermis überzieht das ganze Isolat. Sie ist im allgemeinen dünn und zeigt nur mässige Verdickungen. Ihre Zellen besitzen auffallend grosse Vakuolen, die man als Sekretvakuolen deuten möchte. Zudem sind Leydig'sche Drüsen in mässigem Entwicklungszustand vorhanden. Sinnesknospen fehlen. Von den beiden Blasenteilen ist der eine — in der Abb. 6 obenliegende — nahezu leer. Seine Wand besitzt ausser dem normalen Bindegewebsbelag eine flache, linsenförmige, auffallend dotterreiche Verdickung, die aus ungefähr 3 —4 Schichten von Bindegewebszellen besteht (Bg.). Von der Kulisse aus durchziehen einige Mesenchymstränge (Hstr) den Hohlraum dieses ersten Teils. — Der andere Blasenteil ist ungefähr zur Hälfte von Geweben erfüllt. Die Hauptmasse bildet ein lockeres, schwammiges Bindegewebe, das einen exzentrischen Hohlraum, mit Vorbehalt Leibeshöhle (Lbh.) genannt, umschliesst. In der Wand der Leibeshöhle

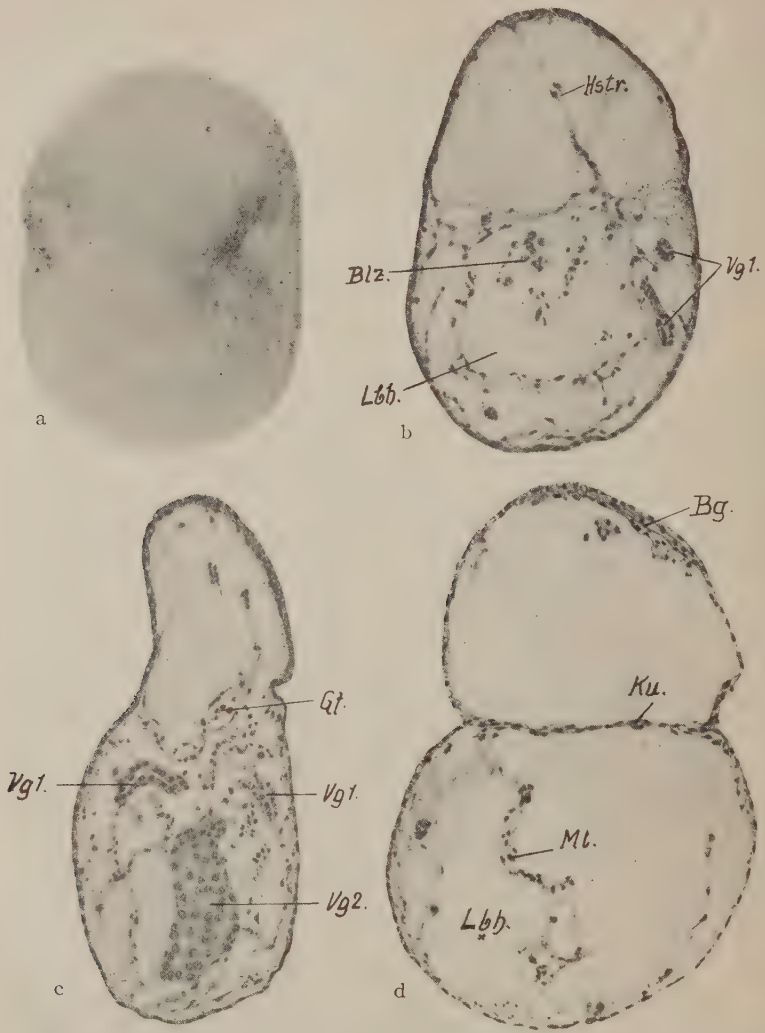


Abb. 6 a.—d. 1933, H. 196, Is. — a. Totalansicht Vergr. ca 50. b—d Längsschnitte, Vergr. 80. Blz. Blutzellen; Bg. Bindegewebe; Gf. Gefäss mit Blutzellen; Hstr. Herzmesenchymstrang; Ku. Kulisse; Lbh. Leibeshöhle; Ml. Mesenchymlamelle; Vg. 1. und Vg. 2, zwei Arten von Vornierenkanälchen.

findet man die reichlich entwickelten Vornierenkanäle, die strukturell von zweierlei Art sind. Die einen (Vg1) sind dünnwandig, mit viel Dotter und wenig Plasma; die andern (Vg2) haben grosse cubische Zellen mit viel Plasma und wenig Dotterkörnern. Im Bereich der Vorniere befinden sich auch Blutzellen und zwar in der Leibeshöhle (Abb. 6 b. Blz.), in dünnwandigen Gefässen (Abb. 6 c. Gf.), an den kontraktilen Mesenchymsträngen und auch in dem Bindegewebsnetz. Sie sind aber in keinem Fall zahlreich.

VII. ISOLATION DER PRÄSUMPTIVEN EPIDERMIS.

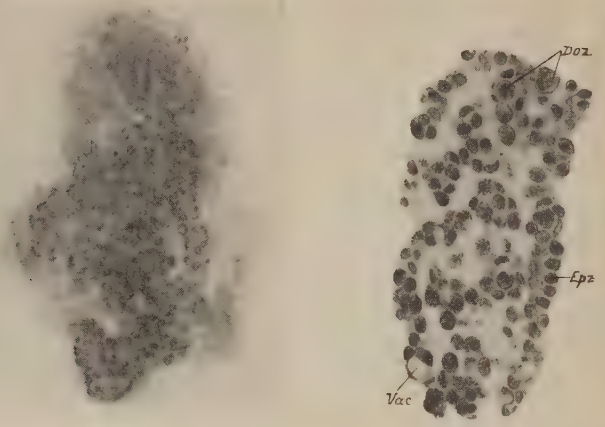
Die Isolation der präs. Epidermis der Gehör- und Kiemenregion wurde entsprechend der Abb. 1 d nur in 6 Fällen an Axolotl-Neurulen ausgeführt. Sie bildeten wimpernde und schrumpelige Isolate, die in kleinen Bezirken etwas blasig sein konnten, und entsprachen offenbar vollkommen den Epidermis-Isolaten, über die ich schon 1933 kurz berichtete.

Solche Isolate zeigen sehr geringe Leistungen. Im allgemeinen bilden sie nur ein wulstiges lockeres Knäuel von Epithel, das aus cubischen, bewimperten und manchmal klebrigen Zellen aufgebaut ist und blasige Hohlräume aufweist. Das Epithel ist durchaus atypisch. Mesenchym tritt kaum auf. Wenn es vorhanden ist, beeinflusst es das überlagernde Epithel in Richtung auf normale Epidermis. Das ev. vorhandene Mesenchym ist als Ektomesoderm zu betrachten und kommt wohl von dem wulstnahen Ektoderm, das einen Teil der Kopfganglienleiste bildet (Raven 1931, p. 237).

Fixiert und geschnitten wurden diese Isolate nicht, da die negativen Erfahrungen mit Gesichtsepidermis vorlagen. Der Vollständigkeit halber beschreibe ich aber ein Isolat von präs. Gesichtsepidermis.

1932, bal. 798, Is. (Abb. 7 a, b).

An einer taen.-Neurula mit gerade erhobenen Medullarwülsten wurde rechts cephal präs. Gesichtsepidermis ohne Medullarwulst und ohne Unterlage entnommen und isoliert gezüchtet. Ihr Bereich war dorsal durch den äusseren Rand des Medullarwulstes, cephal durch die Medianebene, caudal durch eine hinter der Gehöranlage liegende quere Ebene begrenzt und war reichlich halb so breit wie die Gehirnplatte. Das Isolat rollte sich nach innen und verwuchs nicht mit dem Boden der Zuchtschale. — 5 Tage nach der Oper. war es ungefähr ellipsoid,



a b

Abb. 7 a, b. 1932, bal. 798, Is. Praes. Gesichtsepidermis von Nasenanlage bis zur Gehöranlage, ohne Medullarwulst und Entomesoderm isoliert. — a. Totalansicht. 9 Tage nach Oper., Vergr. 63x. — b. Schnitt Doz. Dotterreiche Zellen; Epz. Epithelzellen; Vac. Vakuolige Zelle. Vergr. 125.

stark schrumpelig und lebhaft wimpernd. Pigment fehlte. Es war nicht klebrig. — 7 Tg. nach d. Oper., im Stadium der Fixierung, bildete es einen lockeren Zellhaufen mit unregelmässiger Oberfläche und ohne Pigment (Abb. 7 a).

Die Schnittuntersuchung (Abb. 7 b) zeigt ein schwammiges Zellmaterial mit ungefähr gleich grossen Zellen. Manche sind noch zum Pflasterepithel geordnet (Epz). Einige wenige zeigen grosse Vakuolen, sodass sie im Querschnitt wie ein Siegelring aussehen (Vac. 6.). Einzelne fallen durch ihre kugelige Gestalt und ihren Dotterreichtum auf. Offensichtlich befindet sich das Ganze in Auflösung und enthält nur atypische Elemente.

VIII. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE.

In der beginnenden Neurula von Triton alp. wurden in der präs. Gehör- und Kiemenregion planmässig isoliert:

1) präs. Epidermis + Medullarwulst + unterlagerndes Entomesoderm,

2) präs. Epidermis + Medullarwulst,
3) präs. Epidermis + Entomesoderm, und
4) präs. Epidermis.

Die Isolate wurden dann 8—14 Tage in Holtfreter-Lösung gezüchtet und dann fixiert und geschnitten.

Wie zu erwarten *entwickelten sich die Isolate umso besser, je vollständiger ihre Zusammensetzung war,* also die des 1. Experiments besser als die des 2. und 3. und diese wiederum besser als die des 4. Experiments. Offenbar waren sowohl die Formbildung als auch die Differenzierungsgeschwindigkeit und -leistung besser. Dies gilt freilich nur sehr allgemein; denn die Leistung der Isolate hing natürlich auch weitgehend von ihrer materiellen Zusammensetzung ab. Die Entwicklungsgeschwindigkeit war auch bei den freien Isolaten besser als bei den festgewachsenen, was sich zwanglos aus den besseren Bedingungen für den Stoffwechsel bei den freien Isolaten ergibt. Auch könnte die formale Behinderung bei den flachen festgewachsenen Isolaten hemmend auf die Entwicklungsgeschwindigkeit gewirkt haben.

Die hauptsächlichen Leistungen der Isolate in den verschiedenen Versuchen sind in Tab. 1 zusammengestellt. Dabei wird in den Zeilen a—d die Anzahl der positiven Fälle unter den brauchbaren gegeben, und in den Zeilen e—h der Prozentsatz der positiven Fälle.

Die *präs. Epidermis* allein entwickelt sich in der physiologischen Salzlösung vollkommen abnorm (Exp. 4). Es wird keine normale 2-schichtige Epidermis gebildet, und die in ihr enthaltenen Anlagen der Drüsen, Kiemenstämmchen, Gehörblasen und Plakoden werden nicht entwickelt. Es entsteht vielmehr nur ein wimperndes, etwas klebriges, sich allmählich auflösendes Epithel, über das schon Holtfreter (1931 S. 418) berichtet hat. — Wesentlich besser sind die Leistungen der präs. Epidermis, wenn sie von Mesoderm unterlagert wird. Sie bildet dann eine typische 2-schichtige Epidermis mit Basallamelle und einzelligen Drüsen. Dabei ist gleichgültig, ob das Mesoderm dem Entomesoderm oder dem Ektomesoderm angehört. Nunmehr treten auch Gehörblasen auf, wenn Ektomesoderm und neurales Material vorhanden sind (Exp. 2). — Sind Medullarwulst

und Entomesoderm vorhanden, so entwickelt sich die präs. Epidermis zu klarer Epidermis mit Frontaldrüsen, Leydig'schen Drüsen, Gehörblasen und Sinnesknospen der Seitenlinie. Es fehlen aber auch dann noch die Kiemenstämmchen.

		1	2	3	4	5	6
		Zahl der Oper.	fix.	Neurale Teile	Pigmentzellen	Nasen	Augen
				Anzahl der			
a	Exp. 1. praes. Epidermis + Medullarwulst + Entomesoderm.	28	17	16 v. 16	18 v. 18	2 v. 16	2 v. 16
b	Exp. 2. praes. Epidermis + Medullarwulst	36	26	24 v. 24	23 v. 24	0 v. 24	0 v. 24
c	Exp. 3. praes. Epidermis + Entomesoderm.	15	12	0 v. 11	0 v. 12	0 v. 9	0 v. 11
d	Exp. 4. praes. Epidermis	6	—			atypisches sich	
				Prozentsatz			
e	Exp. 1. praes. Epidermis + Medullarwulst + Entomesoderm.	28	17	100	100	(13)	(13)
f	Exp. 2. praes. Epidermis + Medullarwulst	36	26	100	100	—	—
g	Exp. 3. praes. Epidermis + Entomesoderm.	15	12	—	0	—	—
h	Exp. 4. praes. Epidermis	6	—	—	–	—	—

Tabelle 1. Übersicht über die Leistungen der Isolate in den 4 Experimenten. Die Zeilen a—d geben die Anzahl der positiven Fälle unter der Anzahl der überhaupt brauchbaren, die Zeilen e–h den

Der *Medullarwulst* entwickelt sich erwartungsgemäss zu Gehirnteilen und Mesenchym, das sich teilweise zu schwarzen und gelben Pigmentzellen differenziert. In einzelnen Fällen entstand auch eine Nase und ein Augenfragment.

7	8	9	10	11	12	13	14
Kiemen.	Gehörblase	Sinnesknospen	Extremitäten	Vornieren	Muskulatur	Herzmesenchym.	Blutzellen
positiven Fälle von den brauchbaren Fällen.							
0 v. 15	12 v. 16	14 v. 14	11 v. 16	16 v. 16	16 v. 16	häufig	häufig
0 v. 24	13 v. 24	0 v. 24	0 v. 24	0 v. 24	0 v. 23	fehlt	fehlen
0 v. 11	0 v. 11	0 v. 9	1 v. 6	8 v. 11	0 v. 6	häufig	häufig
schliesslich auflösendes Epithel.							
der positiven Fälle.							
0	75	100	69	100	100	häufig	häufig
0	54	0	—	—	—	fehlt	fehlen
0	0	0	16	73	0?	häufig	häufig
0	0	0	—	—	—	—	—

Prozentsatz der positiven Fälle. — bedeutet, dass das bezeichnete Organ nicht erwartet werden konnte, 0, dass es trotz der theoretischen Möglichkeit nicht aufgetreten ist.

Das *Entomesoderm* bildet ebenfalls herkunftsgemäss Mesenchym, Vornieren, Muskulatur, Extremitäten-Mesoderm, Peritoneum (?), Mesenchymstränge mit rhythmischer Kontraktion (Herzstränge) und einige Blutzellen. Das Ekto- und Entomesoderm sind offenbar in ihren Leistungen klar geschieden. Gemeinsam scheint ihnen nur die Bildung von Bindegewebe und Cutis zu sein.

Im folgenden werden die Organe bzw. Gewebe noch besonders besprochen.

1. Die Bildung von neuralen Teilen.

Neurale Teile traten nur in den Isolaten mit Medullarwulst auf. Hier bildeten sie unregelmässig geformte Fragmente mit gut differenzierten Ganglien- und Faserbezirken. Auch Hohlräume waren in ihnen vorhanden. Dabei war häufig die Wandung z. T. dünn entwickelt, was auf die Bildung eines Rhombencephalon hinwies. Auch Mittelhirn- und Zwischenhirnfragmente mit Epiphysen waren offenbar vorhanden. Differenzierung und Formbildung waren besser im ersten Experiment als im zweiten. — Wenn Gehörblasen vorhanden waren, fanden sich auch stets Kopfganglien.

Das Fehlen von Gehirnstücken im Exp. 3 und 4 entspricht der alten Erfahrung, dass die endgültige Determination der Medullarplatte mit deren Sichtbarwerden vollzogen ist. Auch die Bildung bestimmter Gehirnabschnitte deckt sich mit unserer Kenntnis, dass die verschiedenen Gehirnbezirke schon in der offenen Medullarplatte determiniert sind (Lit. s. Mangold 1928).

Weniger vorauszusehen war das Ausbleiben der Kopfganglien im Exp. 3. Denn diese entstehen ja mindestens zum Teil aus dem ausserhalb der Medullarplatte liegenden Ektoderm (Stone 1922 u. a.), und im Versuch war ja die entomesodermale Unterlagerung vollkommen vorhanden. Diese scheint also zur Determination der Kopfganglien in unserem Versuch nicht genügt zu haben. Freilich ist hier einschränkend zu bemerken, dass einzelne Nervenzellen oder kleine Gruppen von solchen in dem Isolat leicht übersehen werden und auch nicht sicher nachgewiesen werden können.

Auch wenn man diesen Einwand in Betracht zieht, ist doch mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die Determination der

Kopfganglien erst nach dem frühen Neurulastadium erfolgt und dass dabei das Ektomesoderm und die Medullarplatte bzw. das Neuralrohr beteiligt sind. Auf die Beteiligung des Neuralrohrs deuten auch die Verhältnisse bei der Gehörblase hin (s. s. 34). — Im Stadium mit primärer Augenblase sind bei Amblystoma die Plakoden determiniert, denn bei der heterotopen Transplantation in die Bauchseite entstehen Ganglien (Stone 1928 b, 1929 b).

2. *Die Entstehung der Pigmentzellen.*

Die Bildung von schwarzen und gelben Pigmentzellen ist, wie in dem 1933 mitgeteilten Experiment, auf die Isolate mit Medullarwulst beschränkt. Dies legt den Schluss nahe, dass die Pigmentzellen aus der Ganglienleiste stammen, also ektomesodermaler Herkunft sind. Die Tatsache, dass im Exp. 3, also bei Isolaten mit Entomesoderm, aber ohne Medullarwulst, keine Pigmentzellen aufgetreten sind, stützt diese Auffassung. Und die Beobachtung, dass die Quantität der Pigmentzellen in den Exp. 1 und 2 nicht merklich verschieden ist, schliesst die beiden Möglichkeiten aus, dass 1) das dorsolaterale, unter der Medullarplatte gelegene Entomesoderm Pigmentzellen bildet, und dass 2) das Entomesoderm nur bei Anwesenheit von Ganglienleiste bzw. neuraler Substanz zu Pigmentzellen werden kann.

Die Bildung der Pigmentzellen aus der Ganglienleiste steht demnach für die ersten 14 Tage der Entwicklung ausser Zweifel, und ich halte es für wahrscheinlich, dass überhaupt alle Pigmentzellen der Urodelen von der Ganglienleiste geliefert werden.

Die Anordnung der Pigmentzellen lässt in unseren Isolaten nur erkennen, dass die Nachbarschaft der neuralen Teile bevorzugt wird und dass die Melanophoren hauptsächlich unter der Epidermis liegen. Man findet sie aber auch tief im Mesenchym, wobei vielleicht an Herzpigment gedacht werden muss.

Die Frage der Entstehung und Ordnung des Pigments wurde schon 1929 aufgegriffen. Die bis dahin vorliegenden experimentellen Erfahrungen wurden in einem besonderen Kapitel kurz zusammengestellt (Mangold 1929 a, S. 690). Mehrere Experimente deuteten auf

die Bedeutung der Medullarplatte für die Entstehung und Ordnung des Pigments hin. Ein Versuch bewies mindestens, dass von der Medullarplatte Melanophoren gebildet werden; denn bei der Transplantation von präs. Gehirn mit Medullarwulst aus der eben beendeten Neurula in das Blastocoel der Gastrula entstanden am Implantat Melanophoren, lange bevor solche vom Wirt gebildet wurden. Sie konnten nur aus dem neuralen Implantat entstanden sein. Diese Auffassung bestätigte sich auch bei der schon oben erwähnten Isolation von präs. Gesichtsorganen (Mangold 1933, S. 396). Reine Epidermis und Epidermis + Entomesoderm bildeten keine Pigmentzellen, während die Epidermis mit Medullarwulst schwarze und gelbe Pigmentzellen entstehen liessen.

Die Ansicht, dass die Pigmentzellen der Urodelen und auch der Anuren vom Ektomesoderm abstammen, wird heute von mehreren Forschern geteilt und auch durch besondere Experimente bewiesen (Holtfreter 1933, S. 709 — hier ältere Literatur —, 1935 S. 407; Harrison 1935, S. 153; DuShane 1934, 1935; Twitty 1936). Eine sorgfältige und ausgedehnte Bearbeitung erfuhr die Frage durch DuShane (1935) mittels Isolations-, Defekt- und heteroplastischen Transplantationsversuchen. Ferner hat Twitty 1936 die Faktoren untersucht, welche die Bewegung und Lokalisation der Pigmentzellen bedingen.

3. Die Determination der Kiemenstämmchen.

Die Kiemen gehören zu den komplexesten Bildungen des Organismus. Sie entstehen durch die Zusammenarbeit von Epidermis, Ektomesoderm, Entomesoderm und Entoderm. In unseren Versuchen sind in keinem Fall Kiemen auch nur andeutungsweise aufgetreten. Die Kiemen sind also zu Beginn der Neurulation noch nicht determiniert. Die verantwortlichen Faktoren liegen weder im Ektoderm noch im Ektomesoderm noch im Entomesoderm; denn diese Komponenten sind in den Isolaten vorhanden; sie müssen vielmehr im Entoderm liegen.

Man könnte hier einwenden, dass die Kleinheit des Isolats verbunden mit der oft beobachteten Empfindlichkeit der Kiemenent-

wicklung das negative Resultat erklären lassen. Dagegen spricht jedoch, dass grosse Isolatblasen, die die ganze präs. Epidermis mit dem unterlagernden Entomesoderm umfassen, wohl gute Extremitäten und Haftfäden aber niemals Kiemenstämmchen aufweisen. Neuerdings konnten auch bei Triton alp. ganze entodermfreie Larven und ganze entodermfreie Köpfe gezüchtet werden, denen stets die Kiemen fehlten. Wurde ihnen aber auch nur ein geringer Teil des dorsolateralen Kopfentoderms belassen, so traten sofort Kiemenstämmchen auf (Mangold 1936). Bei den Urodelen geht also der Anstoss zur Kiemenbildung vom Entoderm aus. Zu dieser Auffassung kam auch Severinghaus (1930, hier auch ältere Literatur) auf grund von andersartigen Experimenten an Amblystoma punctatum im Schwanzknospenstadium.

Die Bedeutung des Entoderms lässt sich verstehen, wenn man mit Greil (1906) und Shen (1934, 1936) das Verhalten des Entoderms bei der Kiemenbildung der Urodelen betrachtet. Beide Autoren konnten zeigen, dass bei der Kiemenbogenentwicklung die Entodermtaschen das Mesoderm bis zum Ektoderm durchstossen und dann die Sinnesschicht des Ektoderms ersetzen, sodass die periphere Bedeckung der Kiemenbögen und die gesamte Bedeckung der Kiemenstämmchen aus der Deckschicht des Ektoderms und dem untergelagerten Entoderm bestehen. Das Entoderm ist also nicht nur bei der Bildung der Kiemenbögen, sondern auch bei der der Kiemenstämmchen materiell beteiligt; fehlt es, so fällt beider Entwicklung aus.

Die ursächliche Wirkung des Entoderms bei der Kiemenbildung bringt auch die Aufklärung dafür, dass es nicht gelingen wollte, durch Urdarmdachtransplantationen Kiemen zu induzieren. Die Induktionsfaktoren für Kiemen liegen eben nicht im Urdarmdach, sondern im Entoderm. Welche Bezirke des Entoderms die Induktionsfähigkeit besitzen und wie weit das Ekto- und Entomesoderm notwendige Bedingungen für die Kiemenbildung darstellen, bedarf noch näherer Untersuchung.

Die Verhältnisse bei Anuren, um deren Aufklärung sich hauptsächlich Ekman (1914, 1922) Verdienste erworben hat, sollen bei anderer Gelegenheit besprochen werden. Isolationsversuche, die den 1933

und den soeben beschriebenen entsprechen, wurden im Frühjahr 1934 an Anuren durchgeführt. Hinsichtlich der Kiemenentwicklung sind die Ergebnisse offenbar verschieden von denen an Urodelen; denn man erhält kleine Kiemenstämmchen und schöne Operculafalten, wenn Mesoderm vorhanden ist aber das Entoderm vollkommen fehlt. Reine Epidermis entwickelt sich wie bei Urodelen atypisch, kann aber Saugnäpfe bilden.

4. Die Determination der Gehörblasen.

Gehörblasen finden sich im Experiment 1 in 75 %, in Experiment 2 in 54 % aller Fälle. In Experiment 3 und 4 fehlen sie. Daraus ergibt sich offenbar, dass sie erst während der Neurulation determiniert werden, ein Befund, der mit den Ergebnissen von Röhlich (1929) übereinstimmt. Weiterhin ist zu schliessen, dass in unserem Versuch das Entomesoderm, welches lateral vom gerade sich erhebenden Medullarwulst, also lateral von den Urwirbeln liegt, nicht fähig ist, die präs. Gehörblase zur Entwicklung zu veranlassen. Die positiven Fälle im Versuch 2 (Epidermis + Medullarwulst) zeigen dagegen die Induktionsfähigkeit des Medullarwulstes. Ob von seinen Abkömmlingen das neurale Material oder das Ektomesoderm oder beide verantwortlich gemacht werden müssen, ist vorerst nicht zu entscheiden; wahrscheinlich ist wohl, dass beide induzieren können. Fraglich ist ferner noch, ob das Entomesoderm, das die offene Medullarplatte unterlagert, das die Chorda- und Urwirbelanlage darstellt und das im Exp. 3 nicht mit isoliert wurde, bei der Gehörblaseninduktion beteiligt ist. Dafür könnte die Beobachtung sprechen, dass die Gehörblasen im Exp. 1 häufiger und wesentlich besser entwickelt sind als im Exp. 2.

Die Verhältnisse bei den Anuren sind offenbar ganz entsprechend, wie Guareschi (1935) durch Experimente nachweisen konnte, die er in meinem Auftrag im Frühjahr 1933 am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Dahlem ausführte.

Die Form der Gehörblasen ist in keinem Fall vollständig. In den besten Fällen sind die Bogengänge angedeutet und der Ductus endolymphaticus entwickelt. Dies ist einigermassen überraschend, da die

räumlichen Verhältnisse in den Blasen günstig und auch die normalen Nachbarschaftsgewebe ungefähr vorhanden waren. Die räumliche Ordnung von diesen war freilich sehr gestört. Offenbar bedarf das Labyrinth zu seiner formalen Ausbildung in hohem Masse der normalen Nachbarschaftsverhältnisse, mehr jedenfalls als die Augenanlage, die aus der Medullarplatte entnommen sehr schöne Augen becher bilden kann (s. z. B. Mangold 1928, S. 176). Auch bilden die Augenanlagen, welche in ähnlicher Weise wie im vorliegenden Versuch aus der frühen Neurula mit etwas Gesichtsepidermis ohne Unetrlage isoliert wurden, sehr schöne Augen mit Linsen, wobei allerdings Synophthalmus und Cyclopien häufig sind.

Etwas besser als um die Formbildung war es um die gewebliche Differenzierung der Gehörblasen bestellt; denn häufig waren Sinnesepithelien ausgebildet worden.

Die gut differenzierten Gehörblasen zeigen auch stets Kopfganglien in ihrer Nachbarschaft.

Die Befunde über die unvollkommene formale Entwicklung und die Differenzierung von Sinnesepithelien decken sich mit den Erfahrungen vieler Forscher, die Gehörblasentransplantationen ausgeführt haben (Streeter 1906, Lewis 1907, Sternberg 1924, Ogawa 1921, 1926, Röhlich 1929 u. a.).

5. Die Determination der Plakoden der Sinnesknospen des Seitenliniensystems.

Sinnesknospen des Seitenliniensystems liessen sich mit Sicherheit nur im Exp. 1 (Epidermis + Medullarwulst + Entomesoderm) nachweisen. Hier wurden sie sehr regelmässig angetroffen. Ihre Zahl war allerdings in den einzelnen Fällen gering, jedenfalls viel geringer als die isolierten Plakoden normalerweise geleistet hätten. Form und Ausbildung sind häufig gut. — Zu ihrer Determination waren also anscheinend sowohl der Medullarwulst als auch das Entomesoderm notwendig. Zeitlich wird die Determination im Lauf der Neurulation vollzogen; denn unsere Versuche 2—4 blieben negativ. Die heterotope Transplantation der Plakoden bei Keimen mit primären Augenblasen (Stone 1928 a) war hingegen positiv. Die Gruppierung der Sinnesknospen zeigte in unseren Fällen nichts Besonderes.

6. Die Bildung von Extremitäten.

Extremitätenanlagen in Form von dichten linsen- oder kegelförmigen Mesenchymansammlungen traten in den Versuchen 1 und 3 auf, dh. bei den Isolaten mit Entomesoderm. Reine Epidermis und Epidermis + Medullarwulst zeigten keinerlei Andeutung einer Extremitätenbildung. Dies besagt, dass im frühen Neurulastadium im Entomesoderm die Extremitätenpotenz schon festliegt, dass aber das Ektoderm noch nicht determiniert ist (s. Harrison, Detwiler, Brandt, Ekman, Lit. bei Mangold 1929 b, S. 301 und 307).

Der Befund, dass im Exp. 1 69% und im Exp. 3 nur 16% aller Fälle Extremitätenanlagen aufweisen, wirft die Frage auf, ob im ersten Experiment etwa das Ektomesoderm für die grössere Zahl der positiven Fälle verantwortlich zu machen ist. Möglich wäre ja, dass das Ektomesoderm a) an der Determination der entomesodermalen Anlage beteiligt wäre, oder dass gar b) ein Teil seines Mesenchyms an der Bildung der Extremitätenknospe teilnehmen würde. Die Zahlenbasis ist zu schmal, um solche Schlüsse zu ziehen; sie verschiebt sich auch, wenn man den mehrfach schon erwähnten Versuch heranzieht, bei dem die ganze präs. Epidermis mit dem unterlagernden Entomesoderm isoliert wurde. Diese Isolate zeigen nämlich sehr häufig 2 laterale oder 1 mediane gut ausgebildete Extremitätenknospe. Ich glaube daher nicht, dass das Ektomesoderm bei der Determination oder der Bildung der Vorderextremitäten irgendeine Rolle spielt. Dies ist auch nicht wahrscheinlich, da ja bei der Normalentwicklung auf der Höhe der Extremitätenanlage das von der Ganglienleiste gebildete Ektomesoderm nicht mehr sehr beträchtlich ist.

7. Die Bildung von Vornieren.

Vornieren sind regelmässig in den Isolaten mit Entomesoderm aufgetreten, und zwar etwas häufiger bei den Isolaten mit Medullarwulst (Exp. 1) als bei denen ohne Medullarwulst (Exp. 3). Ihre Anlage dürfte demnach bei Trit. alp. unter und dicht lateral von dem sich gerade erhebenden Medullarwulst liegen. Da Vornieren auch bei Isolaten ohne Medullarwulst und ohne segmentale Muskulatur vor-

kommen, ist zu schliessen, dass sie im frühen Neurulastadium schon determiniert sind; denn es ist nicht wahrscheinlich, dass die Epidermis an ihrer Determination beteiligt ist. Auch der Medullarwulst mit seinem neuralen und ektomesodermalen Material scheint zu ihrer Determination nicht notwendig zu sein, es sei denn, er hätte schon vor seiner Anlage eingewirkt, was nicht gerade wahrscheinlich ist, da er ja selbst von dem unterlagernden Urdarmdach induziert wird. Die Rolle des Entoderms ist fraglich, wahrscheinlich ist sie aber negativ.

Die Ausbildung der Vorniere ist sehr mangelhaft. Es sind nur unregelmässige Fragmente vorhanden, die aber mindestens zwei verschiedene Bezirke der Vorniere darstellen. Der eine mit enggestellten Zellkernen und reichlich Dotterkörnern entspricht offensichtlich der trichternahen Region; denn er lässt in mehreren Fällen Nierentrichter mit Wimpern erkennen. Der andere zeigt grosse Zellen mit reichlich Protoplasma und ohne Dotterkörner.

Die Feststellungen über die Lage der präs. Vorniere im frühen Neurulastadium und über den Zeitpunkt der Determination entsprechen den Ermittlungen von Machemer (1929) an Trit.alp. und von Fales (1935) an Amblystoma punctatum.

8. Die Bildung von segmentaler Muskulatur.

Muskelfasern aus den Ursegmenten konnten nur im ersten Versuch (Epidermis + Medullarwulst + Entomesoderm) sicher nachgewiesen werden. Auch hier waren sie im allgemeinen mengenmässig nicht sehr auffällig. Nur ein Fall zeigte einige klare, aber defekte Segmente. Bei ihm war aber die Operation im Stadium mit genäherten Medullarwülsten ausgeführt worden, sodass ein Teil der Chordaanlage mit isoliert wurde.

9. Die Bildung von Herzen und Blutzellen.

Eine beträchtliche Anzahl von Isolaten liess im lebenden Zustand feine Mesenchymstränge mit rhythmischer Kontraktion erkennen. Kleinere oder grössere Gruppen von dotterreichen Zellen konnten den Strängen aufsitzen, was die Bewegung noch deutlicher machte. Im

Schnittbild zeigten die Stränge meist einige Zellen mit nekrotischen Kernen, und man hat den Eindruck, als ob sie sich allmählich zu einem Gewirr von Gefässendothelien differenzieren würden. Einigermassen gut geformte Herzschläuche oder gar normal ausgebildete Herzen fehlen. Dieses Herzmesenchym fand sich nur in den Isolaten mit Entomesoderm, also in Versuch 1 und 3, nicht in den Isolaten mit Ektomesoderm. In der frühen Neurula der Urodelen ist also schon ein Teil des Entomesoderms zu Herz determiniert; denn es zeigt die charakteristische rhythmische Kontraktion. Ektomesoderm zeigte diese nicht und ist also offensichtlich an der Herzbildung nicht beteiligt.

Die frühe Determination der entomesodermalen Herzanlage wurde von Ekman (1921) und Stöhr (1924) an Anuren, und Goerttler (1928) an Urodelen durch Isolation in Ektodermsäckchen nachgewiesen. Auch Holtfreter (1931, S. 426 und 436) teilt Isolationen mit.

Wie das Herzmesenchym fanden sich auch Blutzellen regelmässig in den Isolaten mit Entomesoderm, dh. in Versuch 1 und 3; im Versuch 2 mit Ektomesoderm fehlten sie. Sie konnten in dem zentralen Hohlraum des Isolats eine Zellgruppe bilden, oder sie fanden sich in kleinen Gefässen im Bereich des Herzmesenchyms oder in der Nachbarschaft der Vornierengänge. Lage, Form und Kernfärbung charakterisierten sie als werdende oder auch fertige rote Blutkörperchen. Ihre Zahl war jedoch auffallend gering. Niemals waren sie so zahlreich, dass im Leben rote Blutinseln sichtbar waren. Sie sind auch wenig zahlreich in den schon mehrfach erwähnten Isolaten, die die ganze präs. Epidermis und das unterlagernde Entomesoderm enthalten, aber etwas zahlreicher in den vollkommen entodermfreien Rümpfen, die durch Ablösen der caudalen Hälfte des Ekto- und Mesodermmantels der frühen Neurula vom Entoderm erhalten wurden (Mangold 1936).

Sicher ist, dass das Entomesoderm rote Blutkörperchen bilden kann (s. a. Mangold 1933). Fraglich scheint mir aber vorerst noch, ob bei der Embryonalentwicklung der Urodelen alle roten Blutkörperchen vom Entomesoderm herkommen. Denn die als »Bauchstücke» durch Abschnüren der ventralen Blastulahälfte entstandenen Gebilde (Spemann 1903), die sich aus ventraler Epidermis, ventralem

Entomesoderm und ventralem Entoderm zusammensetzen, enthalten offensichtlich mehr Blutzellen als die entodermfreien Isolate. Ich habe den Eindruck, dass sie grossenteils von dem dotterreichen Entoderm abstammen.

Die ausgedehnte Literatur über die Blutzellen-Entstehung muss bei anderer Gelegenheit besprochen werden. Man findet sie bei Goss (1928), Slonimski (1930), Stöhr 1931 u. a.

10. Die Bildung von Augen und Nasen.

In zwei Fällen ist auch jeweils eine Nase und ein Augenfragment vorgekommen. Sie gehören beide zum Exp. 1, bei dem die Isolate Epidermis + Medullarwulst + Entomesoderm enthielten. Wahrscheinlich stellen sie Ausnahmefälle dar, bei denen die vordere Grenze des Isolats etwas weiter vorn lag als gewöhnlich. Die Skizzen, die in beiden Fällen gleich nach der Operation gemacht wurden, geben dafür allerdings keinen Anhaltspunkt. Es kann daher sicher gesagt werden, dass die Nasen- und Augenfragmente sich aus Material anderer prospektiver Bedeutung entwickelten. Sie entstammen also nicht der »materiellen Anlage», sondern der »potentiellen Anlage» (Mangold 1931, S. 231). Möglich ist aber auch, dass sie erst nach der Isolation determiniert wurden. Dies dürfte wohl für die Nase zutreffen, aber nicht für das Auge.

Das Auge tritt nur als kleines Stück Pigmentepithel auf. Retina wurde nicht gebildet. Dieser Befund wirft die Frage nach der Determination der Augenbezirke auf, die bei Mangold 1931 S. 238 ausführlich behandelt ist.

Die Nase war im Gegensatz zum Auge stets vollständig. Dies spricht dafür, dass sie erst nach der Isolation determiniert wurde, was auch die früheren Isolationsversuche zeigen (Mangold 1933).

IX. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

An Keimen von Triton (besonders alpestris) wurden im frühen Neurulastadium in der Gehör-, Kiemen- und Extremitätenregion einseitig isoliert (Abb. 1): 1) präs. Epidermis + Medullarwulst + Entomeso-

derm; 2) präs. Epidermis + Medullarwulst; 3) präs. Epidermis + Entomesoderm; 4) präs. Epidermis. Die Isolate wurden 8—14 Tage in physiologischer Salzlösung gezüchtet. Sie geben Auskunft über die entwicklungsphysiologischen Leistungen der verschiedenen Komponenten, speziell über die Herkunft mancher Organe und Gewebe, über den Zeitpunkt der Determination mancher Organe und Gewebe, und über die Lage der ursächlichen Faktoren für die Entwicklung bestimmter Organe.

2) Im Exp. 4 bildet die präs. Epidermis allein nur ein atypisches, sich allmählich auflösendes Epithel. — Im Exp. 3 bildet die präs. Epidermis eine gute Epidermis mit Basallamelle und einigen Leydig'schen Drüsen. Das Entomesoderm bildet Vorniere, Herzstränge, Blutzellen, Extremitäten-Mesoderm, lockeres Bindegewebe und Cutis-Mesenchym. — Im Exp. 2 bildet die präs. Epidermis gute Epidermis mit Frontaldrüsen, Leydig'schen Drüsen, Gehörblasen und Ganglien. Der Medullarwulst bildet neurale Teile, Melanophoren, Xanthophoren, lockeres Mesenchym und Cutis-Mesenchym. — Im Exp. 1 bildet die präs. Epidermis gute Epidermis mit Frontaldrüsen, Leydig'schen Drüsen, Sinnesknospen, Gehörblasen und Ganglien. Der Medullarwulst bildet neurale Teile, Melanophoren, Xanthophoren, lockeres Mesenchym. Das Entomesoderm bildet Vorniere, Muskulatur, Herzstränge, Blutzellen, Extremitäten-Mesoderm, lockeres Bindegewebe.

3) Hinsichtlich der Verwendung des Materials ergibt sich, dass das Ekto- und Entomesoderm in ihren Leistungen ziemlich klar geschieden sind. Gemeinsam ist ihnen nur das lockere Mesenchym und die Cutisbildung. Das Ektomesoderm bildet nicht Herzstränge, rote Blutzellen, Extremitätenanlagen und Vorniere. Das Entomesoderm bildet keine Pigmentzellen. Die positiven Leistungen sind in Abs. 2 aufgeführt.

4) Hinsichtlich des Determinationszustandes ergibt sich: die Materialien des Entomesoderms und des Medullarwulstes verwirklichen die Potenzen, die ihrer prospektiven Bedeutung entsprechen. Sie sind also im wesentlichen determiniert, wobei allerdings die Anlagen der verschiedenen Organe und Gewebe nicht scharf abgegrenzt sein dürften (s. z. B. Augenanlage). Die im Bereich der präs. Epidermis gelegenen Anlagen (Drüsen, Gehörblasen, Placoden der Kopfganglien und Sinnesknospen, Kiemenektoderm, Extremitäten-Ektoderm) sind noch nicht determiniert.

5) Hinsichtlich der Lokali ation der determinierenden Ursachen ergibt sich Folgendes: für die Gehörblasenentwicklung ist der Medullarwulst notwendig; das laterale Entomesoderm allein genügt nicht. Ebenso verhält es sich bei den Kopfganglien im Bereich der Gehörblase. Sinnesknospen benötigen zu ihrer Entwicklung Medullarwulst und Entomesoderm. Kiemenspalten und -stämmchen können weder

vom Ekto- noch Entomesoderm induziert werden. Ihre Determination erfolgt durch das Entoderm. Die Determination der Extremität geht von Entomesoderm aus.

6) Die Spender zeigen Defekte im Bereich der Gehörblasen, Kiemen und Extremitäten. Diese können bis zum Stadium der Nahrungsaufnahme weitgehend, aber nicht vollständig reguliert werden.

X. LITERATURVERZEICHNIS.

Bando, K. 1929. Untersuchungen über die Entstehung des Hörbläschens aus einem in die Haut gestecktem Ektodermstück bei der Amphibienlarve. Japan. J. Med. Scienc. Bd. 2. S. 45—63.

Dushane, G. P. 1934. The origin of pigment cells in Amphibia. Science, Bd. 80. p. 620—621.

—»— 1935. An Experimental Study of the Origin of Pigment Cells in Amphibia. Journ. Exp. Zool. Vol. 72, p. 1—30.

Eisinger, K. und Sternberg, H. 1924. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des inneren Ohres. Roux'Arch. Bd. 100, p. 542—559.

Ekman, G. 1914, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung des Peribranchialraumes bei Bombinator. Finska Vetensk. Soc. Förhandlingar. Afd. A. No. 14, pp. 24.

—»— 1921, Experimentelle Beiträge zur Entwicklung des Bombinatorherzens. Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Bd. LXIII. 37 Seiten.

» - 1922, Neue experimentelle Beiträge zur frühesten Entwicklung der Kiemenregion und Vorderextremität der Anuren. Soc. Scient. Fennica. Commentationes Biol. I, pp. 96.

Fales, D. E. 1935, Experiments of the development of the pronephros of Amblystoma punctatum. J. Exp. Zool. Bd. 72. S. 147—173.

Goerttler, K. 1928, Die Bedeutung der ventrolateralen Mesodermbezirke für die Herzanlage der Amphibienkeime. Verh. Anat. Ges., Erg. Heft z. Anat. Anz. Bd. 66, S. 132—139.

Goss, Ch. M. 1928, Experimental Removal of the Blood Island of Amblystoma punctatum Embryos. Journ. Exp. Zool. Vol. 52, p. 45—63.

Greil, A. 1906, Ueber die Homologie der Anamnierkiemen. Anat. Anz. Bd. 28. S. 257—272.

GUARESCHI, C. 1935, Ricerche sperimentali sulla Determinazione dello Orecchio interno degli Anfibi Anuri. Suppl. al Vol. XLV del Monitore Zool. Ital. p. 315—318.

HARRISON, R. G. 1935, Heteroplastic grafting in Embryology. Harvey Lectures, 1933—34.

HOLTFRETER, J. 1929, Ueber die Aufzucht isolierter Teile des Amphibienkeimes. I. Methode einer Gewebezüchtung in vivo. Arch. Entw. mech. Bd. 117. S. 422—510.

—»— 1931 Ueber die Aufzucht isolierter Teile des Amphibienkeimes. II. Züchtung von Keimen und Keimteilen in Salzlösung. Arch. f. Entw. mech. Bd. 124. S. 405—466.

—»— 1933, Der Einfluss von Wirtsalter und verschiedenen Organbezirken auf die Differenzierung von angelagertem Gastrulaektoderm. Roux'Arch. Bd. 127. pag. 619—775.

—»— 1935, Morphologische Beeinflussung von Urodelenektoderm bei xenoplastischer Transplantation. Arch. f. Entw. mech. Bd. 133. S. 367—426.

KAAN, H. W. 1926, Experiments on the development of the ear of Amblystoma punctatum. J. Exp. Zool. Bd. 46. S. 13—62.

LEWIS, W. H. 1907, On the Origin and Differentiation of the Otic Vesicle in Amphibian Embryos. Anat. Rec. Vol. 1.

MACHEMER, H. 1929, Differenzierungsfähigkeit der Urnierenanlage von Triton alpestris. Arch. f. Entw. mech. Bd. 118. S. 200—251.

MANGOLD, O. 1928, Das Determinationsproblem. I. (Nervensystem). Ergebn. d. Biol. III. p. 152—227.

—»— 1929 a, Experimente zur Analyse der Determination und Induktion der Medullarplatte. Arch. f. Entw. mech. Bd. 117. S. 586—696.

—»— 1929 b, Das Determinationsproblem. II. (Paarige Extremitäten). Ergebn. d. Biol. Bd. V. p. 290—404.

—»— 1931, Das Determinationsproblem. III. (Wirbeltierauge). Ergebn. d. Biol. Bd. VII. p. 193—403.

—»— 1933, Isolationsversuche zur Analyse der Entwicklung bestimmter Kopforgane. Naturwiss. Jhg. 21, p. 394—397.

—»— 1936, Experimente zur Analyse der Zusammenarbeit der Keimblätter. Naturwiss. Jahrg. 24. p. 753—760.

OGAWA, CH. 1921, Experiments on the Orientation of the Ear Vesicle in Amphibian Larvae. Journ. Exp. Zool. Vol. 34.

—»— 1926, Einige Experimente zur Entwicklungsmechanik der Amphibienhörbläschen. Folia Anatom. Japonica *4*, 413—431.

RAVEN, C. P. 1931, Die Entwicklung der Ganglienleiste. I. Die Kinematik der Ganglienleistenentwicklung bei den Urodelen. Roux' Arch. Bd. 125, p. 210—292.

Röhlich, K. 1929, Experimentelle Untersuchungen über den Zeitpunkt der Determination der Gehörblase bei Amblystoma-Embryonen. Roux'Arch. Bd. 118, p. 164—199.

Severinghaus, E. 1930, Gills development in Amblystoma punctatum. J. Exper, Zool. Bd. 56. S. 1—30.

Shen, T. H. 1934, Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Kiemenanlage von Amphibien-Embryonen. I. Arch. f. Entw. mech. Bd. 131. S. 205—219.

—»— 1936, Ueber das Verhältnis von Entoderm und Ektoderm in der frühen Kiemenentwicklung der Urodelen. Chin. J. Exper. Biol. Bd. 1. S. 59—77.

Slonimski, P. 1931, Recherches experimentales sur la genese du sang chez les Amphibiens. Arch. de Biol. Tome XLII. pp. 417—477.

Spemann, H. 1901—1903, Entwicklungsmechanische Studien am Triton-Ei I—III. Arch. Entw. Mech. Bd. 12, p. 224—264; Bd. 15, p. 448—534; Bd. 16, p. 551—631.

Sternberg, H. 1924, Ueber Transplantation des Ohrbläschens bei Froschlarven. Roux' Arch. Entw. mech. Bd. 103. S. 259—283.

Stöhr, Ph. jr. 1924, Experimentelle Studien an embryonalen Amphibienherzen. Roux' Arch. Bd. 103. S. 555—592.

—»— 1931, Beobachtungen zur Organentwicklung bei erythrozytenfreien Amphibienlarven. Roux' Arch. Entw. Mech. Bd. 124. S. 707—746.

Stone, L. St. 1922, Experiments on the Development of the Cranial Ganglia and the Lateral Line Sense Organs in Amblystoma punctatum. Journ. Exp. Zool. Vol. 35, p. 421—496.

—»— 1928 a, Primitive Lines in Amblystoma and their Relation to the Migratory Lateral-Line Primordia. Journ. Comp. Neurol. Vol. 45, p. 169—190.

—»— 1928 b, Experiments on the Transplantation of Placodes of the Cranial Ganglia in the Amphibian Embryo. II. Heterotopic Transplantations on the Ophthalmic Placode upon the Head and Body of Amblystoma punctatum. Journ. Comp. Neurol. Vol. 47, p. 91—116.

—»— 1929 a, Experiments Showing the Role of Migrating Neural Crest (Mesectoderm) in the Formation of Head Skeleton and Loose connective tissue in Rana palustris. Roux' Arch. Bd. 118, p. 40—77.

—»— 1929 b, Experiments on the Transplantation of Placodes of the Cranial Ganglia in the Amphibian Embryo. IV. Heterotopic Transplantations of the Postauditory Placodal Material upon the Head and Body of Amblystoma punctatum. Journ. Comp. Neurol. Vol. 48, p. 311—330.

STREETER, G. L. 1906, Some Experiments in the Developing Ear Vesicle of the Tadpole with Relation to Equilibration. Journ. Exp. Zool. Vol. 3.

TWITTY, V. CH. 1936, Correlated genetic and embryological experiments on Triturus. I. Hybridization. Development of three species of Triturus and their hybrid combinations. II. Transplantation. The embryological basis of species differences in pigment pattern. J. exp. Zool. Bd. 74. S. 239—301.

Die Turbellarien-Gattung Nemertoderma Steinböck.

Von

Einar Westblad, Stockholm.

(Mit 13 Abbildungen im Text.)

Während ihrer Tiefendredschungen in der Diskobay bei Grönland i. J. 1926 erbeuteten Steinböck und Reisinger in einer Tiefe von za 250 Meter und auf feinem Schlammboden ein Tier, das der erstere unter den Namen *Nemertoderma bathycola* beschrieben hat (Steinböck 1930). Von diesem Tiere wurde nur ein einziges Exemplar gefunden, das in lebendem Zustand skizziert und dann mit Bouin's Flüssigkeit fixiert wurde. Seine zuerst beobachteten Kennzeichen waren zwei Statolithen in einer gemeinsamen Statocyste und ein ungewöhnlich dickes, reichlich mit Drüsen versehenes Epithel. Aus der Schnittserie durch das Tier, die Steinböck nachher gemacht hat, geht nach ihm hervor, dass das Tier ausserordentlich primitiv gebaut ist, und dass es in systematischer Hinsicht unter die acölen Turbellarien gestellt werden muss, einen Urtyp für diese Gruppe bildend. Für diese Auffassung spricht — noch immer nach Steinböck — dass es ein gleichförmiges, verdauendes Syncytium ohne Darmlumen und ohne deutliche Grenze gegen das periphere Parenchym besitzt. Die Mundöffnung, die es Steinböck nicht gelungen ist sicher zu beobachten, verlegt er in den kaudalen Körperpol, wo das Epithel eine Verdünnung zeigt. Von einem gemeinsamen Keimlager werden weibliche Geschlechtszellen, Eier, und männliche, Spermien, differenziert und in reifem Zustand durch die Mundöffnung entleert. Hilfsapparate bei der Befruchtung werden also vermisst. Das Ner-

vensystem hat hier seine ursprüngliche epitheliale Lage ausserhalb des Hautmuskelsacks beibehalten und das Epithel hat einen bindegewebeartigen Bau, an den der Nemertinen erinnernd. — Diese primitive Stellung am Grunde des Acölen- und zumal des Turbellariensystems nimmt das Tier auch in der letzten Bearbeitung der Turbellarien von E. Bresslau im 'Handbuch der Zoologie' ein.

Im Sommer 1932 (22. VII) fand ich bei der zoologischen Station zu Kristineberg an der schwedischen Westküste in einer Tiefe von za 10 m. und auf Schlamm-Lehmboden ein Tier, das eine so auffallende Ähnlichkeit mit *Nemertoderma* (Statolithen, Epithel usw.) zeigte, dass ich es sofort als eine Art zu dieser Gattung stellte. Das Tier enthielt grosse Eier. Leider gelang es mir nicht, mehr als ein Exemplar von dem Tiere zu erhalten, und das war nach der Quetschung zu einer Schnittuntersuchung unanwendbar.

Im vorletzten Sommer (1935) fand ich bei Dredschungen in der Nähe der biologischen Station zu Dröbak (Norwegen) das Tier wieder, auch diesmal auf weichem Boden und in geringer Tiefe (5—10 m). Etwa zehn Exemplare wurden in einer wohl geschützten, eingeschlossenen Bucht (Sandspollen) gefunden. Das geschnittene Material, das sehr gut fixiert war, zeigte freilich in mehreren Hinsichten (Epithel, Nervensystem) auffällige Übereinstimmungen mit der Beschreibung und den Abbildungen von Steinböck, in anderen (Darm, Geschlechtsorgane) aber ebenso auffällige und entschiedene Abweichungen. U. a. hatten die Dröbaker Tiere einen deutlich abgesetzten Darm mit Körnerkolbdrüsen und Lumen, zwei wohlabgegrenzte Hoden und einen Eierstock ohne gemeinsames Keimlager und ausserdem eine grosse Samenblase, die mit einem wohldifferenzierten Ductus ejaculatorius im Hinterpol des Tieres — wohin Steinböck die Mundöffnung verlegt — mündet. Diese Entdeckung liess in mir allmählich den Verdacht enstehen, dass das von Steinböck bei Grönland angetroffene Exemplar nur eine Jugendform des Tieres wäre, und dass die »primitiven» Charaktere möglicherweise daraus erklärt werden könnten. Als ich dann durch das freundliche Entgegenkommen Steinböck's Gelegenheit erhielt, seine Originalserie von dem Tier durchzumustern, wurde ich davon noch mehr überzeugt. Steinböck seinerseits behauptete brieflich mit Bestimmtheit, dass sein Tier völlig

entwickelt und eine andere Art als die meinige sein müsste.[1]) Von der Gattung *Nemertoderma* sollten demnach zwei Arten existieren, eine primitive Tiefenart und eine mehr differenzierte Seichtwasserart. Dies sollte mit der von STEINBÖCK verfochtenen Ansicht übereinstimmen, dass die Tiefenformen im allgemeinen mehr primitiv gebaut sind als die Seichtwasserformen. Meinerseits musste ich ebenso bestimmt behaupten, dass, wenn dies richtig wäre, so grundwesentliche Verschiedenheiten zwischen diesen Arten bestehen, dass sie nicht einmal zu derselben Ordnung innerhalb der Klasse der Turbellarien, geschweige denn zu derselben Familie oder Gattung, geführt werden können. Dies wäre jedoch unsinnig in Anbetracht der vielen sonstigen Übereinstimmungen im Bau dieser Tiere. Gemäss meiner Ansicht von dem Tier STEINBÖCK's als einem jungen Tier musste ich versuchen, es in jüngeren Entwicklungsstadien wiederzufinden, als wie ich sie bis dahin untersucht hatte.

Im letzten Sommer habe ich die Station zu Dröbak etwa einen Monat früher als i. J. 1935 besucht. Es gelang mir diesmal, nur einige wenige Exemplare, hauptsächlich im Hallangspollen (3. VII), zu erbeuten, auch hier in za 10 m Tiefe. Diese Tiere wurden aber leider durch die hohe Wassertemperatur beim Transport geschädigt. Besseres Glück hatte ich später, als ich es massenweise im Trondheimsfjord fand (Leangen-Bucht in za 30 m Tiefe, 9. VII, und Borgenfjord in 25—30 m Tiefe, 15. VII).[2])

Die Schnittserien, die ich gemacht habe, zeigen eine so vollständige Entwicklungsserie, dass ich nicht anstehe zu behaupten, dass die Auffassung zu der ich früher gelangt bin richtig sein muss. Wahrscheinlich sind *Nemertoderma bathycola* und die von mir gefundene Art identisch, höchstens ist das Tier STEINBÖCK's eine kleinere Tiefenform. Sicher hat es auch an den Küsten Grönlands sein eigentliches

---

[1]) Professor STEINBÖCK hat einige meiner Schnittserien gesehen und meine Bestimmung des Tieres als eine Species der Gattung *Nemertoderma* bestätigt.

[2]) Ich benutze die Gelegenheit, den Vorständen der biologischen Stationen zu Dröbak und Trondheim den Herren Dr HJALMAR BROCH und Carl Dons meinen herzlichsten Dank für alle Hilfe beim Materialanschaffen usw. auszusprechen.

Verbreitungsgebiet auf den sublitoralen Lehmböden in 5—50 m Tiefe oder den Tiefen, die hinsichtlich der Lebensverhältnisse den norwegischen Fundorten entsprechen. Steinböck und Reisinger widmeten den Dredschungen in grösseren Tiefen ihr Hauptinteresse, woraus sich erklären dürfte, dass sie das Tier nicht mehr litoral gefunden haben. Im folgenden werde ich der Sicherheit halber — die grönländische Form bedarf dringend einer erneuten Untersuchung — den Artnamen *'bathycola'* für das von mir gefundene Tier nicht benutzen, sondern nur den Namen der Gattung.

Das reichliche Material, das mir zu Gebote stand, gestattet mir auch im übrigen, die *Nemertoderma*-Arbeit Steinböck's in wesentlichen Punkten zu ergänzen und zu berichtigen. Ich will vorausschicken, dass ich ebensowenig wie Steinböck Exkretionsorgane beobachtet habe.

Wenn auch die von diesem Forscher vertretene Auffassung aufgegeben werden muss, so bleiben doch so viele eigentümliche Züge der Organisation übrig, dass *Nemertoderma* auch weiterhin ihr Interesse in der systematischen Diskussion behält.

HABITUS UND LEBENSWEISE.

Meine konservierten Tiere sind alle beträchtlich grösser als das von Steinböck untersuchte Exemplar. Er gibt die Masse 0,25 mm Länge × 0,1 mm Höh ean, was etwa die Hälfte der Dimensionen bedeutet, die ich an meinen *kleinsten* konservierten Tieren gemessen habe. Es besteht jedoch ein höchst auffälliger Unterschied in der Grösse zwischen Tieren in verschiedenen Altersstufen, und das Merkwürdigste ist, dass nicht die jüngsten, sondern gerade umgekehrt die älteren, völlig geschlechtsreifen Individuen am kleinsten sind. Während die jungen, im Juni 1936 erbeuteten Exemplare aus Dröbak und Trondheim, die in ihrer Entwicklung dem Tier Steinböck's am nächsten vergleichbar wären, durchschnittlich 0,60 mm L., 0,34 H., 0,40 Br. (an 12 Tieren berechnet) messen, sind die Masse der völlig geschlechtsreifen Exemplare aus Dröbak 1935 0,40 mm L., 0,24 H.,

Abb. 1 a—f. *Nemertoderma* STEINBÖCK. Skizzen nach lebenden Tieren. a) gequetschtes Tier bei stärkerer Vergrösserung; Hautdrüsen nur im Vorderende gezeichnet, im Darm Striche von Körnerkolben und Darminhalt; d Darm, ei reife Eier, ss Samenstriche, st Statocyste, ♂ männliche Geschlechtsöffnung. b) Tier kriechend; Hautdrüsen nicht eingezeichnet. c) Tier still sitzend. d) Statocyste stärker vergrössert. e) Hautschleimdrüsen, von der Seite. f) Sekretpfropfen an der Epitheloberfläche. g) Samenfaden.

0,25 Br. (an 9 Tieren berechnet).[1]) Wie aus diesen Ziffern hervorgeht, sind die Tiere in konserviertem Zustand etwa 1 ½—2 mal so lang als breit und im Durchschnitt beinahe kreisrund. Im Leben entspricht dies ihrer Form, wenn sie still auf dem Boden sitzen. Wenn sie kriechen, wird der Körper bis etwa 4 mal so lang als breit (Abb. 1 b). Im Ruhezustand zeigen die Tiere oft eine runzelige Form mit breitem Hinterende und einem etwas zugespitzten Vorderende (Abb. 1 c), und die grossen, zahlreichen Drüsenzellen im Epithel bilden da das Merkmal, das nebst der 2-steinigen Statocyste das Tier am besten charakterisiert.

Was kann die Ursache dieser eigentümlichen Tatsache sein, dass die geschlechtsreifen Exemplare vom Jahre 1925 durchgehend kleiner sind als die nicht geschlechtsreifen vom letzten Jahre? Es liegt ziemlich nahe an wechselnde Nahrungsverhältnisse zu denken. Es ist aber ziemlich unwahrscheinlich, dass diese für solche Bodenformen so stark wechseln können. Ich glaube, die Erklärung muss eher darin gesucht werden, dass die gewaltige Entwicklung von Geschlechtsprodukten, besonders Eiern, die fortgesetzt aus dem Körper entfernt werden, teilweise auf Kosten der Körpersubstanz geschieht, die nicht in demselben Masse durch Nahrungsaufnahme von aussen ersetzt wird. Ich glaube nämlich gute Gründe für die Annahme zu haben, dass die Tiere während der Geschlechtsentwicklung ihre Nahrungsaufnahme einschränken und den Überschuss ihrer eigenen Geschlechtsprodukte verdauen (S. 71—73, 82—83).

Die Farbe der Tiere ist milchweiss; das bei Kristineberg gefundene Exemplar hatte einige gelbliche Klumpen im kaudalen Teil, vielleicht von Nahrungskörpern herstammend. Die Bewegung ist ziemlich träge. Wenn man eine Wanne mit Lehm stehen lässt, kriechen die Tiere freilich hinauf, verlassen aber nie den Boden, halten sich sogar oft dicht unter der allerobersten Schicht, so dass ihre Bewegungen von der Schlammoberfläche abgespiegelt werden. Wovon sie leben, ist nicht leicht zu sagen. Identifizierbare Nahrungskörper

[1]) Die Variationsgrenzen liegen zwischen den folgenden Werten: Bei jungen Tieren L. 0,53—0,75, H. 0,26—0,37, Br. 0,31—0,45 mm, bei älteren L. 0,35—0,52, H. 0,22—0,25, Br. 0,18—0,34 mm.

ausser Eiresten habe ich nie entdecken können. Der Lehm, der oft Massen von *Leda* u. a. Muscheln enthält, überzieht sich bald mit einer braunen Schicht aus Diatomacéen. Ich habe aber nie solche Organismen in ihrem Darm gesehen. STEINBÖCK nimmt, wahrscheinlich mit Recht, an, dass sie Protozoen und kleine Evertebraten verzehren.

EPITHEL.

Ich kann im grossen und ganzen die Schilderung STEINBÖCK's vom Bau des Epithels bestätigen. Es variiert in meinen Präparaten an Dicke von ca 15 bis zu 47 μ, je nach der Körpergrösse. Wo es am dicksten ist, entspricht die Höhe des Epithels der Rücken- und der Bauchseite zusammengenommen etwa 1/3—1/4 der ganzen Körperhöhe; STEINBÖCK gibt für sein Tier die Ziffer 1/2 an.

Der Bau des Epithels erinnert so auffällig an die Bauverhältnisse bei gewissen grönländischen Acölen nach AN DER LAN's Untersuchungen (1936), dass wir eher diese als die Nemertinen als Vergleichsobjekte benutzen können, wie STEINBÖCK dies getan hat. Besonders auffällig ist die Ähnlichkeit mit *Polysolenoposthia porsildi* AN DER LAN, die ausserdem ein ungewöhnlich dickes (za 40 μ) Epithel besitzt. Wie bei dieser ist das Epithel aus hohen Plasmasäulen (= STEINBÖCK's Plasmapyramiden und AN DER LAN's Palisaden) aufgebaut. Diese sind nach aussen breiter und verschmelzen dort m. o. w. miteinander, nach innen lösen sie sich in verzweigte Plasmabalken auf. Das Studium des Baues des Epithels wird in hohem Masse durch die Menge von Kernen erschwert, die in allen Höhenlagen dicht angehäuft liegen, lichter jedoch in den alleruntersten Teilen des Epithels. Von einer zellularen Struktur kann kaum die Rede sein. In Schnitten, die das Epithel tangential getroffen haben, habe ich freilich dann und wann undeutliche Linien in der alleräussersten Schicht gesehen, die an Zellgrenzen erinnern. Kommt man aber weiter nach unten, so verschwinden alle Zellgrenzen, und man sieht nur ein Plasmaretikulum mit Kernen (Abb. 2 a und 3 c).

Im basalen Teil des Epithels wie auch im Mesenchym kommen nach STEINBÖCK stark cyanophile Kalkkörperchen von unregelmäs-

siger, oft viereckiger Form vor. Ich habe in meinen Präparaten bisweilen Körper gesehen, die an Steinböck's Bilder erinnern, deute sie aber als durch die Fixierung geschrumpftes Drüsensekret. Die von Steinböck benutzte Fixierungsmethode kann kaum echte Kalkkörper ungelöst gelassen haben ('Bouin' enthält ja Essigsäure!). Übrigens spricht sich Steinböck etwas unbestimmt über ihre chemische Natur aus. Meine Auffassung von ihrer Natur hat zur Folge, dass ich seiner Hypothese, dass sie umgewandelte Kerne sein sollten, nicht beipflichten kann.

Nach aussen ist das Epithel wie bei An der Lan's Acölen von einer strukturlosen Haut (Steinböck's »helle Zone», An der Lan's »homogene Schichte») begrenzt. Ausserhalb dieser fangen die Wimperhaare mit ihren doppelten Reihen von Basalkörnern an. Die Haut und die Basalkörner färben sich stark

a b

Abb. 2 a—b. *Nemertoderma* Steinböck. Mikrophotogramme von Schnitten; a) Tangentialschnitt aus einer Längsschnittserie, die Hautmuskulatur und das Plasmaretikulum mit den Schleimdrüsen das Epithels zeigend. b) Querschnitt durch die Statocyste (st) und den vorderen Teil des »Gehirns» (g). Sämtliche Photogramme (ibid. die Abb. 9—12) von Frln Dagmar Berg (Riksmuseum, Stockholm) aufgenommen.

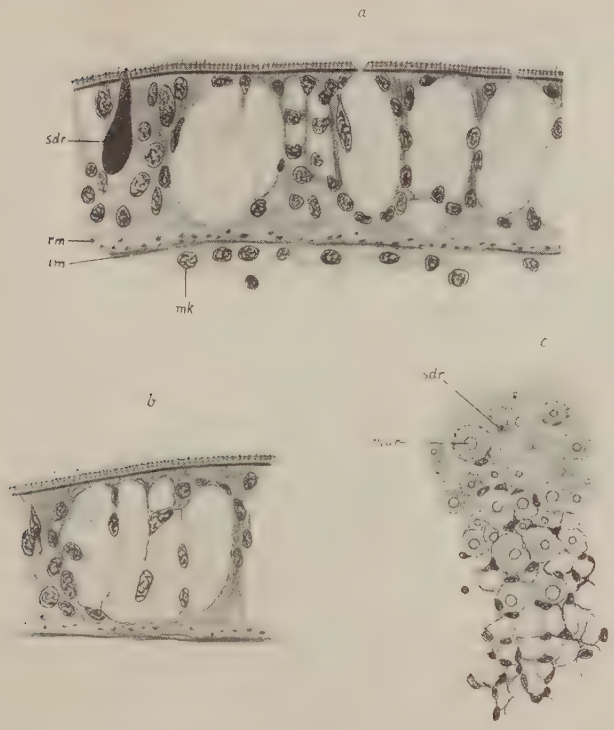


Abb. 3 a—c. *Nemertoderma* STEINBÖCK. Epithel a) und b) quer (aus einem Längsschnitt), c) tangential geschnitten. In a) eine seröse (sdr) und mehrere muköse Drüsen, in b) eine grössere, zusammengesetzte Schleimdrüse (aus dem Epithel der Bauchseite), in c) oben Ausmündungsporen einiger serösen Drüsen (sdr) und mehrerer Schleimdrüsen (mdr), unten das epitheliale Plasmaretikulum; mk Muskelzellkern, rm Ring-, lm Längsmuskeln.

mit Eisenhämatoxylin. Wahrscheinlich ist die erstere ein Absonderungsprodukt von der breiten Oberfläche der Plasmapyramiden und ersetzt ihrer Funktion nach die hier fehlende Basalmembran anderer Turbellarien. Hierfür spricht teils dass die Haut bei stärkerer Vergrösserung der Schnitte bisweilen in Stücke aufgeteilt

scheint, die nebeneinander liegenden Plasmapyramiden entsprechen, teils dass feine Fibrillen von wahrscheinlich muskulärer Natur (S. 57) sich an dieselbe heften wie an eine Basalmembran.

Im Epithel liegen Drüsen zweier Art: 1) grosse, oft vielzellige, helle, muköse Drüsen, deren Sekret mit Mucikarmin hellrot gefärbt wird; diese sind die auffälligsten und schon am lebenden Tier sichtbar, 2) kleinere, schmälere, langgestreckt keulenförmige, immer einzellige, seröse Drüsen, deren Sekret mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt wird (Abb. 3 a). Mit Delafield's Hämatoxylin-Erythrosin färben sich die Drüsen der ersteren Art kräftig blau, die der letzteren Art rot. Steinböck unterscheidet auch zwei Arten von Drüsen, nach ihm sollte aber kein Unterschied in der Grösse zwischen Drüsen vom Typus 1) und 2) vorhanden sein. Die Drüsen, die nach seiner Beschreibung den ersten Typ wohl am nächsten entsprechen sollten färben sich mit Eisenhämatoxylin-Orange G schwach orange bis grünlich (a. a. O., S. 53) und sind mehr gleichförmig und spärlich über das ganze Epithel zerstreut. Die anderen Drüsen färben sich tiefviolett bis schwarz bei derselben Färbung und liegen auf der Ventralseite und dem Seitenrand besonders dicht, etwas weniger reichlich auf der Dorsalseite; diese Drüsen würden wohl meinem zweiten Drüsentyp am nächsten entsprechen. Ich kann jedoch keine solche Verteilung der Drüsen finden, wie sie Steinböck beschreibt. Die Drüsen der ersten Art kommen am reichlichsten vor. Beide Arten von Drüsen liegen aber etwa gleichmässig und miteinander vermischt über den ganzen Körper verteilt, bis auf ein sehr kleines Feld in dem Vorder- und Hinterende, wo die Frontaldrüsen bzw. die männlichen Geschlechtsorgane ausmünden. Ich kann auch nicht finden, dass das Sekret der serösen Drüsen eine solche harte Konsistenz hat, wie Steinböck angibt. Vielleicht hängt dies mit der Fixierung zusammen; auch die »Kalkkörper» (s. oben!) deuten auf Schrumpfung und Hartwerden von Zellinhalt. — Es ist wahrscheinlich, dass ein guter Teil der Epithelkerne, besonders die, welche um die Drüsen gepackt liegen, zu den Drüsen gehören. Mit Gewissheit kann man jedenfalls dies von den m. o. w. platten Kernen sagen, die sich an die Wand der Drüsen schmiegen oder in den Plasmabalken liegen, die das Innere der mehrzelligen Drüsen (Abb. 3 b) durchziehen. Mit grösster Wahr-

scheinlichkeit entstehen diese mehrzelligen Drüsen durch Zusammenschmelzen mehrerer einzelligen Drüsen. Soviel ich weiss, ist dies das erste Mal dass mehrzellige Epitheldrüsen mit Sicherheit bei den Turbellarien nachgewiesen worden sind.

Über die Funktion der Hautdrüsen lassen sich zur Zeit nur Vermutungen aussprechen. Die Beobachtung, dass die Tiere sich gern unter der Schlammoberfläche aufhalten (Jagdzwecke?), macht es wahrscheinlich, dass ihr Sekret das Vordringen im Bodenmaterial erleichtert. Wenn Lehm mit Mengen von *Nemertoderma* eine Weile still steht, findet man auf der Oberfläche ein Gespinst feiner Faden, das vielleicht von diesen Tieren herstammt. Wahrscheinlich bleiben kleine Tiere an diesen Fäden haften und fallen dann der *Nemertoderma* zum Opfer.

Hier mögen ausserdem die Frontaldrüsen behandelt werden, obgleich sie im Mesenchym um die Statocyste und hinter derselben eingesenkt liegen (Abb. 6 a-c, 8, 10 b). Steinböck hat ihren Bau nicht näher klar stellen können. Er sagt dass ihre Gestalt »langgestreckt flaschenförmig» ist, »ihre Ausführgänge fliessen im Epithel vielfach zusammen». Auch die Frontaldrüsen sind indessen zweier Art: 1) stark chromophile — besonders mit Eosin färbbare — zerstreute, einkernige, rundliche, seröse Drüsen, deren za 10 μ breite Zellkörper hauptsächlich in zwei lateralen Feldern gleich hinter der Statocyste konzentriert sind, und deren Ausführgänge oftmals anastomosieren, noch ehe sie das Epithel im Vorderende erreicht haben; 2) bis za 60 μ grosse, helle, muköse Drüsen, die oftmals vielkernig sind wie die epithelialen Schleimdrüsen, und die grösstenteils ventral vom Vorderende des Darmes mit der Längsachse schief vorwärts — nach unten gerichtet liegen. Besondere Ausführgänge scheinen sie nicht zu haben; ihr Sekret wird aber nach vorn gepresst, und man findet Schleimpfropfen mit serösen Sekretgängen gemischt. Im Hinblick auf ihre Lage möchte man sich versucht fühlen, anzunehmen, dass wenigstens einige dieser Drüsen sich auf der Ventralseite entleerten, aber dies scheint nicht der Fall zu sein.

MUSKULATUR UND BINDEGEWEBE.

Der Hautmuskelsack hat etwa gewöhnliche Ausbildung und besteht aus einer äusseren Ring- und einer inneren Längsmuskelschicht — etwa gleich stark entwickelt — und zwischen diesen Schichten lichter Diagonalfasern (Abb. 2 a und 4 a). Die za 6—7 μ breiten,

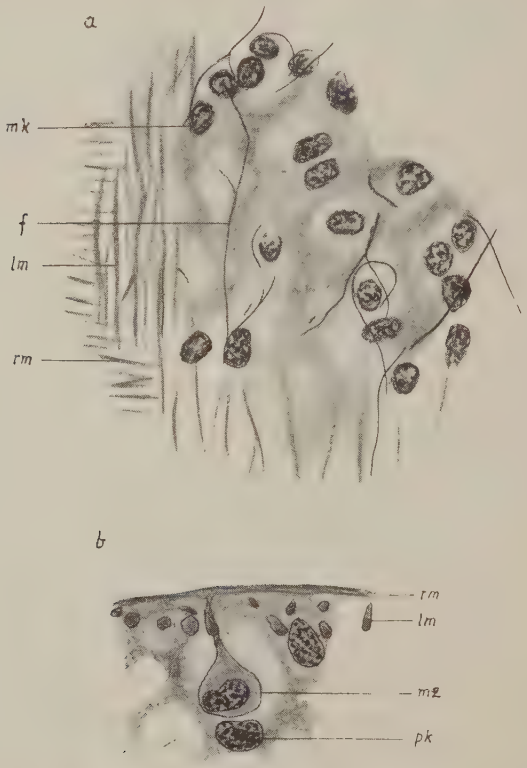


Abb. 4 a—b. *Nemertoderma* STEINBÖCK. a) aus einem Oberflächenschnitt durch den Hautmuskelsack (nach links) und das Parenchym (nach rechts). b) aus einem Querschnitt. f Fibrillen unter dem Hautmuskelsack, lm Längsmuskeln, pk Parenchymkern, rm Ringmuskeln, mk Muskelzellkern, mz Muskelzelle.

birnförmigen Myoblasten (Abb. 4 b) liegen gleich nach innen vom Muskelsack; ihr Plasma tritt nur ausnahmsweise hervor, aber die za 3—5 μ grossen Kerne bilden gleichsam eine Kernschicht innerhalb des Muskelsacks.

Innere Dorsoventralfasern habe ich, ebenso wie Steinböck, nur in dem Vorderende beobachtet, wo sie oft bogenförmig, mit der Konkavität nach vorne gerichtet, verlaufen. Die Myoblasten mit ihren Kernen sind langgestreckt und liegen dicht an den zugehörigen Muskelfasern.

Den muskulären Aufhängeapparat der Statocyste werde ich später beschreiben (S. 67—68).

Im Zusammenhang mit der Besprechung des Epithels habe ich oben ganz flüchtig ein System äusserst feiner Fäden von wahrscheinlich muskulärer Natur erwähnt, die, wenigstens teilweise, an der hyalinen Aussenzone des Epithels haften Da Steinböck diese Fäden oder Fibrillen nicht erwähnt, will ich sie hier etwas ausführlicher schildern. Am besten kann man sie bei Eisenhämatoxylinfärbung beobachten — sie werden davon geschwärzt — sie treten aber auch bei anderen Färbungen deutlich hervor. Die Nervenkalotte im Vorderende ist von einer Menge Fibrillen durchzogen, und besonders hier lassen sie sich gut beobachten, weil die Punktsubstanz nicht gefärbt wird (Abb. 5 a). Die Fasern gehen hier hauptsächlich in zwei Richtungen: 1) parallel mit der Fläche des Nervenmantels in verschiedenen Höhen des Neuropils, 2) vertikal durch denselben zum Epithel hinauf. Von den letzteren habe ich schon gesprochen. Das Studium ihres Verlaufs wird in hohem Grade dadurch erschwert, dass man nur kurze Stummel von ihnen findet, besonders von Fasern der erstgenannten Art. Wahrscheinlich stehen alle diese Fibrillen m. o. w. in Verbindung miteinander, ein lichtes Retikulum bildend.

Mit Sicherheit gilt dies jedenfalls von einem System tiefer gelegener Fasern, die man in Flächenschnitten durch die Hautmuskulatur studieren kann (Abb. 4 a). Diese Fasern liegen unmittelbar zwischen und unter den Längsmuskeln des Hautmuskelsacks und geben zahlreiche Zweige ab, die sich entweder mit anderen, nahegelegenen Fasern unter spitzen Winkeln vereinigen oder nach aussen,

d. h. nach dem Epithel und dem oberflächlichen Fibrillensystem, oder nach innen, nach dem Parenchym, abgehen.

In der Abb. 5 b habe ich — mit allem Vorbehalt! — ein schematisches Bild von dem Verlauf dieser verschiedenen Fibrillen und von ihrem Verhältnis einerseits zu der hyalinen Epithelschicht, anderseits zur Muskulatur im übrigen gegeben.

Wie soll man sich die Funktion des Fasersystems vorstellen? Wenn meine obigen Beobachtungen richtig sind, so hat man sich offenbar an die Verbindung mit der hyalinen Aussenschicht der Epithelzellen und mit dem Hautmuskelsack zu halten. Weiter darf schon hier

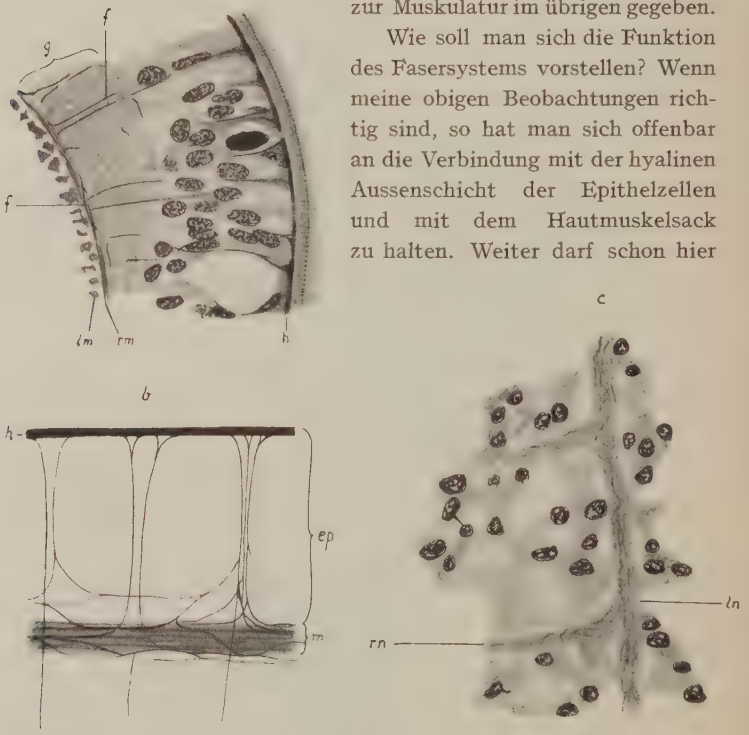


Abb. 5 a—c. *Nemertoderma* STEINBÖCK. a) Querschnitt durch das »Gehirn» und das Epithel, b) schematische Darstellung des Fibrillensystems im Verhältnis zum Epithel und Hautmuskelsack, c) Oberflächenschnitt mit einem Teil des Nervenplexus. ep Epithel, (Wimperschicht ausgelassen) f Fibrillen, g »Gehirn», h hyaline Epithelschicht, lm Längsmuskeln, ln Längsnerv, rm Ringmuskeln, rn Ringnerv.

bemerkt werden, dass ich nirgends ein Spur von Hautsinneszellen beobachtet habe. Ich stelle mir daher die Aufgabe des Fasersystems vorläufig als zwiefach vor: teils den Hautmuskelsack an der Aussenschicht und damit am Epithel im ganzen zu befestigen, teils als ein Reitzleitungssystem zu dienen, das von aussen kommende Reize in Muskelreaktionen umsetzt, etwa, wie in unserem Herz, wo ein System besonderer Muskelfasern die vom Sinuskern kommenden Reize zur Muskulatur der Vorhöfe und Kammern überleitet. Gewissermassen könnte man also diesen Muskelfibrillen eine bindegewebeartige und zugleich nervenähnliche Aufgabe zusprechen.

Das eigentliche Bindegewebe (das Parenchym oder Mesenchym) ist nur im Vorderende gut entwickelt. Seine Kerne sind oft heller und grösser (6—10 μ) als diejenigen der Muskelzellen. Vor der Statocyste liegt eine Menge Kerne (Abb. 7 a, gz_2), die ich als Ganglienzellkerne der Nerven deute, die von dem primären »Statocystengehirn» nach der frontalen Teile der Nervenkalotte ausstrahlen (s. unten!).

NERVENSYSTEM.

Der auffälligste Charakter des Nervensystems, dessen epitheliale Lage, ist schon erwähnt worden. Ausserhalb des Hautmuskelsacks liegt im Vorderende eine dicke Neuropilkalotte, die sich nach hinten verdünnt und in ein Netz von Nervenfasern, einen Plexus, übergeht. Die Nervenkalotte ist gleich hinter der Statocyste am dicksten, vor allem in ihren lateralen und dorsolateralen Teilen, wo sie bis 22 μ messen kann; ventralwärts ist sie immer dünner, schwillt jedoch auch hier hinter der Statocyste etwas an. Die Verdickungen sind niemals stark abgesetzt, so dass sie, wenigstens in Querschnitten, nur als einige schwache laterale Verbreiterungen des Nervenrings hervortreten (Abb. 2 b, 6 b—c). Auch in Steinböck's Schnittserie schwillt die Nervenkalotte zu einem Paar dorsolateraler Verdickungen an, wird aber sowohl dorsal- als besonders ventralwärts verdünnt. Steinböck behauptet (S. 57), dass ausser den dorsolateralen auch ein Paar ventrolateraler Verdickungen vor-

Abb. 6 a—g. *Nemertoderma* STEINBÖCK Querschnitte aus einer Serie durch ein junges Tier, mit Abbes Zeichenapparat gez. Wimperbekleidung des Epithels doppelt konturiert, Nervensystem punktiert. a) in der Höhe der Statocyste, b) in der Höhe der Frontaldrüsen (seröse Drüsen seitwärts, muköse in der Mitte), c) in der Höhe des hinteren Endes des »Gehirns» und des vorderen Teils des Darmes, d) in der Höhe der Hoden, e) in der Höhe des vorderen Teils des Eierstocks und der Mundöffnung, f) in der Höhe des hinteren Teils des Eierstocks, g) in der Höhe der Drüsenanlagen des Ductus ejaculatorius.

kommen, von welchen nach hinten je ein dicker Nervenstrang ausstrahlen soll, den ventralen Nervensträngen anderer Turbellarien entsprechend. In meinen Querschnittserien habe ich keine solche ventrolateralen Verdickungen mit zugehörigen Nerven beobachten können. Derartiges lässt sich übrigens nur an Querschnitten mit Sicherheit entscheiden; STEINBÖCK hat ja nur eine Längsschnittserie zur Verfügung gehabt.

Hinsichtlich der Ganglienzellen des Neuropils sagt STEINBÖCK: »Dem Neuropilem des Nervenmantels liegen Ganglienzellen in grosser Zahl an, deren Kerngrösse 4—5 μ im Durchschnitt beträgt; die Zellen selbst sind durch die Konservierungsflüssigkeit meist stark zerstört.» Ich muss bekennen, dass es mir nicht gelungen ist, diese Ganglienzellen von dem gewöhnlichen Epithel zu unterscheiden. Alle Kerne sind von etwa derselben Grösse und demselben Aussehen, nur dass sie etwas dichter liegen, wo das Neuropilem am dicksten ist, d. h. in den dorsolateralen und lateralen Teilen der Nervenkalotte. Vereinzelte Kerne finden sich auch in der Nervenkalotte; sie sind wohl als sichere Ganglienkerne zu betrachten.

Es wurde soeben gesagt, dass die Nervenkalotte nach hinten in ein epitheliales Nervennetz übergeht. Nur ausnahmsweise gelingt es aber solche Schnitte zu erhalten, dass dessen Struktur deutlich hervortritt. STEINBÖCK sagt (S. 57), dass hier »ein dichter, scheinbar unregelmässiger Nervenplexus» vorliegt. Die Abb. 5 c zeigt im Gegenteil — soweit man nun aus einem so kleinen Stück Schlüsse ziehen kann — eine regelmässige Verzweigung in 90° Winkel, also ein Nervensystem vom Orthogontyp. Wenn man annehmen darf, dass die von der Statocyste ausgehenden Muskelfasern von Nervenfasern begleitet sind — was wenigstens von den lateralen Paaren (S. 64, 68) mit Sicherheit gilt — und dass diese Nerven im Epithel nach hinten als Längsstämme sich fortsetzen, so würde die Anzahl dieser Längsnerven auf wenigstens 6 veranschlagt werden können, davon ein Paar (stärkere?) laterale und zwei Paar (schwächere?) Dorsolateral- und Ventrolateralnerven. Diese würden unter sich durch ziemlich regelmässig in 90° Winkel abgehende Querkommissuren in Verbindung stehen. — Auch diese Nervenstämme sind nicht von deutlichen Ganglienzellen begleitet.

Ich komme schliesslich zu der schwierigen Frage, wo wir das Gehirn des Tieres zu suchen haben. Steinböck sagt dass die Nervenkalotte — besonders dessen dorsolaterale Neuropilemverdickungen — als Gehirn aufgefasst werden muss. Diese sollte also eine ganz epitheliale Lage haben, seiner Auffassung von der Ursprünglichkeit des Tieres entsprechend. Wo das Gehirn, wie bei anderen Turbellarien, in dem Parenchym liegt, ist seine Lage sekundär. Diese sekundäre Lage sollte dadurch entstanden sein, dass die ursprünglich oberflächlich gelegene Statocyste eingesenkt wurde, vielleicht um besseren Schutz zu erhalten, wonach eine Nervenmasse von dem epithelialen Nervensystem abgeschieden und ebenfalls eingesenkt wurde, bis sie die Statocyste umschloss. Nachdem dieses »Sekundärgehirn» entstanden war, erfolgte schliesslich eine Reduktion des ganzen, oberflächlichen (ektodermalen) Nervensystems. In dieser phylogenetischen Entwicklungsserie sollten *Nemertoderma* und eine andere, von S. beschriebene grönländische Turbellarie, *Tetraposthia colymbetes*, das erste Stadium bezeichnen: die Einsenkung der Statocyste bei fortdauerndem epithelialem Nervensystem. Das zweite Stadium, die Einsenkung des Neuropilems um die Statocyste sollten wir bei *Hofstenia atroviridis* wiederfinden (das »*Hofstenia*-Stadium»). Das Endstadium sollte durch die übrigen Turbellarien mit innerem Nervensystem bezeichnet werden. — Bock (1923) vertritt in seiner *Hofstenia*-Arbeit die gerade umgekehrte Auffassung. Das schwach entwickelte Neuropilem um die Statocyste ist das primäre Gehirn, das subepitheliale Nervensystem ist sekundär entstanden. Von den ursprünglichen Gehirnfunktionen hat das Gehirn wahrscheinlich nur eine behalten: Impulse von der Statocyste zu empfangen. Im übrigen dient das sekundär entstandene Nervensystem als Gehirn. Über den Grund zu dieser sekundären Ausbildung eines neues Nervensystems und Übertragung von Gehirnverrichtungen spricht er sich nicht aus.

Da die Nervenverhältnisse der Statocyste eine so grosse Rolle in diesen Diskussionen spielen, muss ich zuerst beschreiben, wie sie sich bei *Nemertoderma* gestalten. Steinböck verneint, wie gesagt, dass die Statocyste in irgendeiner Nervensubstanz eingebettet liegen sollte, die einem Gehirn entsprechen würde. Ich habe indessen in

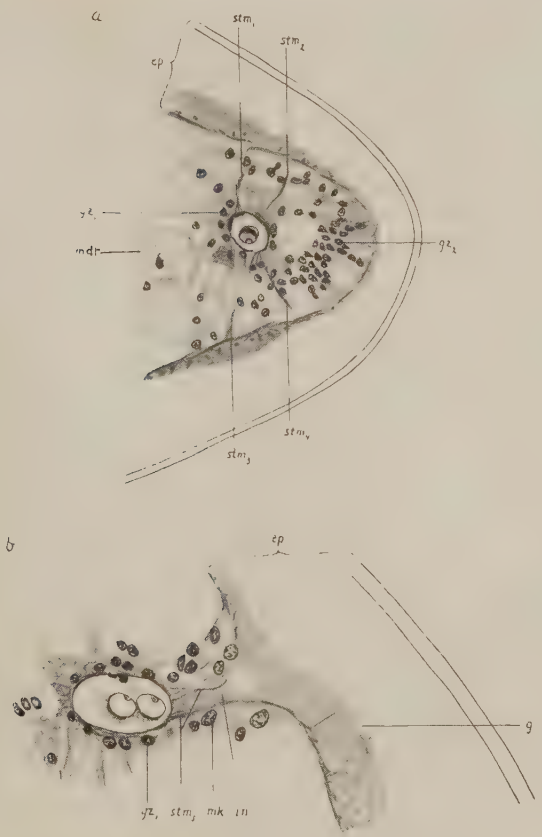


Abb. 7 a—b. *Nemertoderma* STEINBÖCK. a) Medianschnitt, b) Horisontalschnitt durch die Statocyste. ep Epithel, g »Gehirn», gz_1 Ganglienzelle des »Statocystengehirns», gz_2 Ganglienzelle der Frontalnerven, ln lateraler Statocystennerv, mdr muköse Drüse, mk Kern eines lateralen Statocystenmuskels, stm_1, stm_2 dorsale Statocystenmuskeln, stm_3, stm_4 ventrale Statocystenmuskeln, stm_5 lateraler Statocystenmuskel.

meinen Präparaten einen allerdings sehr dünnen, aber deutlichen Belag von Nervenfasern und Ganglienzellen um die Statocystenkapsel gefunden. Von dieser aus verlaufen nach der Nervenkalotte des Vorderendes diffuse Nervenfasern mit Ganglienzellen und seitwärts zwei Neuropilstränge, die von den lateralen Aufhängefasern der Statocyste umgeben sind. *Eben wo diese lateralen Statocystennerven mit der epithelialen Nervenkalotte verschmelzen, schwillt diese maximal an* (Abb. 7 b).

Diese Verhältnisse scheinen mir ihre natürlichste Erklärung zu erhalten, wenn sie von dem Gesichtspunkt Bock's aus betrachtet werden. Wenn die Statocyste durch Einsenkung von der Dorsalseite aus entstanden wäre, sollte man eine, am ehesten unpaarige, *dorsale* Nervenverbindung mit dem Nervenmantel erwarten. Die Spekulationen über die Organogenese scheinen in bedenklichem Masse von vorgefassten Ansichten auszugehen. Weil Sinnesorgane bei vielen Tiergruppen vom Ektoderm hergeleitet werden können, müsse man dasselbe betreffs aller anderer Tiergruppen nachweisen können, besonders wo ein phylogenetischer Zusammenhang vorausgesetzt wird. Steinböck selbst macht auf die Schwäche in diesem Schluss aufmerksam, wenn es die Statocyste gilt (S. 67). Die Statocyste der Turbellarien ist mit dem ektodermal entstandenen, apikalen Sinnesorgan der Ctenophoren verglichen worden, von welchen die Turbellarien von gewissen älteren Forschern hergeleitet worden sind. Man würde aber mit demselben Recht auf die statischen Sinnesorgane anderer Cölenteraten hinweisen können, bei denen sie aus dem Entoderm entstehen. Tatsächlich gibt es keine einzige Turbellarie mit ektodermal gelegener Statocyste[1]). Auch bei den — laut Steinböck — einfachsten Typen, wie *Tetraposthia colymbetes* Steinböck, wo nur ein epitheliales Nervengewebe vorhanden ist, liegt die Statocyste ebenso tief eingesenkt wie bei anderen Formen mit konzentriertem, innerem Gehirn. Warum darf man da nicht annehmen, dass sie schon von Anfang an dort gelegen war, wo sie bei den heutigen Formen liegt.

[1]) Reisinger's Angabe 1924, (S. 26), dass die Statocyste der Luther-schen Larve von *Rhynchoscolex* durch eine Einstülpung des dorsalen Kopflappenepithels entsteht, scheint mir einer Nachprüfung zu bedürfen.

d. h. im Parenchym? Es scheint da natürlich zu sein, dass um die Statocyste herum ein Nervenzentrum mit Verbindungen nach dem Hautmuskelsack zur Ausbildung kommt. In demselben Masse, wie sich ein besonderes Zentrum für diese Muskulatur — ein epitheliales oder subepitheliales Nervensystem — herausgebildet wird der funktionale Schwerpunkt des Nervensystems nach aussen verschoben, und das ursprüngliche, zentrale Gehirn wird zurückgebildet. — Ich betrachte also die dünne Nervenkapsel um die Statocyste als die Reste des ursprünglichen Gehirns, während die dorsolateralen Verdickungen der epithelialen Nervenkalotte ein sekundär herausgebildetes Gehirn repräsentieren, das wahrscheinlich zum grössten Teil die Verrichtungen des primären Gehirns übernommen hat. *Nemertoderma* sollte also nach dieser Betrachtungsweise nicht primitiver, sondern eher etwas mehr avanciert sein als *Hofstenia*, bei der nach Bock gar keine Gehirnverdickungen im subepithelialen Nervensystem beobachtet werden können.

Mit diesen Bemerkungen habe ich nur meine Ansicht über die Lage des primären Gehirns vorlegen wollen. Ich will dagegen unentschieden lassen, ob das epitheliale Nervensystem bei *Nemertoderma* eine primäre oder sekundäre Erscheinung ist; das erste ist vielleicht das Wahrscheinlichere. Es ist m. E. nicht unwahrscheinlich, dass ein ursprünglich vielleicht wenig entwickelter Plexus aus epithelial oder subepithelial liegenden Nervenfasern eine verstärkte Bedeutung und Entwicklung erhalten könnte, wenn das Epithel sich zu einer so mächtigen und drüsenreichen Schicht wie bei *Nemertoderma* entwickelte. Vielleicht kann auch die Abwesenheit einer Basalmembran und die Entwicklung des vorher beschriebenen muskulären Fibrillennetzes eine Rolle gespielt haben. Darüber zu spekulieren scheint mir aber zur Zeit sehr wenig lohnend.

SINNESORGANE.

Wie oben erwähnt (S. 59), habe ich trotz genauen Untersuchungen keine besondere Sinneszellen gefunden. Ich nehme an, dass dies darauf beruht, dass die Epithelsäulen, besonders im Vorderende, selbst als Sinneszellen dienen. Hierzu kommen die zwischen den

Epithelsäulen liegenden Fasern des oben beschriebenen Fibrillennetzes, welche Fasern von aussen kommende Reize unmittelbar in Muskelkontraktionen umzusetzen scheinen.

Augen fehlen auch ganz.

Die Lage und der Bau der Statocyste ist aus den Abb. 1 a, d und 7 ersichtlich. Ihre Form ist ellipsoidisch, mit quergestellter, 25—35 μ messender Längsachse. Sie ist gewöhnlich in der Mitte etwas zusammengeklemmt, der Lage der beiden kugelrunden Statolithen entsprechend. Diese liegen immer dicht zusammen und messen za 10—12 μ im Durchmesser. In Querschnitten wechselt die Form recht bedeutend, was offenbar auf verschiedenen Kontraktionszuständen der Statocystenmuskeln und Dehnung der Statocystenmembran beruht. Oft ist sie im Querschnitt kreisrund aber ebensooft elliptisch mit schiefgestellter Längsachse. Die Statocystenmembran ist fest, strukturlos. Die undeutlichen Faserbildungen, die man bisweilen in Schnitten beobachtet, welche die Membran tangential getroffen haben, gehören zu den Aufhängemuskeln. An ihrer Innenseite findet sich ein dünner Plasmabelag mit platten Kernen. Steinböck gibt die Anzahl dieser Kerne zu vier an, davon zwei vordere mit grobkörnigem Chromatin und zwei obere. Da die Lage der Statocyste etwas wechselt, ist es schwer, die Lage ihrer Kerne so exakt anzugeben. In der Schnittserie, von der die Abb. 12 b stammt, habe ich nur zwei Kerne gesehen, einen an der dorsofrontalen und einen an der ventrokaudalen Wand. In einer anderen Serie habe ich dagegen nicht weniger als sechs (acht?) Kerne gesehen, von denen vier median gelegene (einen vorderen bezw. hinteren, einen dorsokaudalen und einen ventralen). Vielleicht kann die Anzahl variieren. Bei *Hofstenia* gibt Bock die Anzahl der Kerne zu zwei an, beide lateral gelegen. Eine Verschiedenheit im Aussehen der Statocystenkerne habe ich nicht gesehen.

Auch die Lage der Statolithen innerhalb der Statocyste wechselt. Bei lebenden Tieren haben die Statolithen eine schwach körnige Oberfläche (Abb. 1 d). In Schnitten findet man im Statolithen ein sehr kleines, rundes Körperchen, an dessen hinterer Wand einen schmalen Kern (Abb. 7 b). Dieser Kern gehört offenbar zu der Statolithenzelle, d. h. der Plasmaschicht, welche den Statolith, besonders

dessen hinteren Teil, umgibt, und von welcher der Statolith wahrscheinlich gebildet wird, wie es nach Bock der Fall bei *Hofstenia* ist. Wahrscheinlich ist es dieser Statolithenkern, den Steinböck in seiner Abb. 5, Taf. I als den Statolith selbst bezeichnet. Dafür spricht auch seine Beschreibung (S. 58), dass die Statolithen »im Präparat als 9 μ lange und 2 μ schmale, stark färbbare Körperchen erscheinen». Wie die Abbildungen zeigen, haben nicht die Statolithen, wohl aber ihre Kerne diese Kennzeichen.

Welche Bedeutung dem kleinen Körnchen in dem glasklaren Statolith zukommt, scheint mir dunkel. Ich bezweifle, dass es nur ein Koagulations- oder Auflösungsrest des Statolithen ist, denn ich habe gar keine Schrumpfungsphänomene gesehen, die eine solche Deutung rechtfertigen könnten. In Schnitten liegt es bald im vorderen, bald im hinteren Teil des Statoliths, an den Statocystenkern gedrückt. Bemerkenswert ist, dass die beiden Statolithen und ihre Körnchen immer eine koordinierte Einstellung zeigen (vgl. Abb. 5 b). Das erinnert ja gewissermassen an die Verhältnisse in einem Auge, wobei das Körnchen der Linse, der Statolith dem Glaskörper und die Statocystenzelle der lichtempfindlichen Schicht entsprechen würde. Es ist aber sehr wenig wahrscheinlich, dass ein Sehsinnesorgan in dieser Weise in einem statischen Organ eingekapselt liegen sollte. Übrigens fehlt das Pigment, das ein solches »Statolithenauge» isolieren könnte.

Von der Innervierung der Statocyste ist schon die Rede gewesen. Wahrscheinlich stehen die Ganglienzellen rings um die Statocyste in irgend einem Zusammenhang mit dem Inneren der Statocyste, aber darüber habe ich ebenso wenig wie Steinböck Beobachtungen machen können.

Schliesslich komme ich zum Aufhängeapparat der Statocyste. Nach Steinböck gibt es ein Paar obere, ein Paar vordere und ein Paar untere Statocystenmuskeln, die sich zwischen der Statocystenmembran und dem Hautmuskelschlauch spannen. Die Verhältnisse sind jedoch noch komplizierter (Abb. 6 a und 7). In Wirklichkeit gibt, es ein Paar dorsokaudale (Steinböck's obere, als stm_1 in seiner Abb Fig. 5, Taf. I bezeichnete), ein Paar dorsofrontale (= Steinböck's vordere, stm_2 ib.) und entsprechend ein Paar ventrokaudale und ein Paar ventrofrontale (= Steinböck's untere, stm_3 ib.) Muskeln. Die

kräftigsten sind indessen die oben erwähnten lateralen Muskeln, die von Steinböck nicht gesehen sind, was offenbar darauf beruht, dass seine Schnittserie eine Längsserie ist. In Horizontal- oder Querschnitten treten sie sehr deutlich hervor. Ihre Fasern umgeben, wie bereits erwähnt, Nervenfasern, die vom primären Statocystengehirn nach dem sekundären, epithelialen Gehirn (vgl. S. 64) verlaufen.

Ausser diesen 5 Paar deutlich unterscheidbaren Muskeln gibt es schwächere, mediodorsale Muskelfasern. — Alle diese Statocystenmuskeln gehen nach aussen in die innere Schicht des Hautmuskelschlauchs, d. h. die Längsmuskeln, über.

Die Vorstellung von der Wirkungsart dieser Muskeln, die man aus dem anatomischen Bild erhält, wird auch durch die wechselnde Lage der Statocyste in Schnitten bestätigt. Wahrscheinlich sind es zunächst die lateralen Muskeln, welche die Statocyste befestigen und sie in lateraler Richtung ausdehnen. Auch die übrigen Muskeln müssen zur Befestigung der Statocyste beitragen. Je nachdem die dorsalen oder ventralen Muskelgruppen stärker kontrahiert sind, kann die Statocyste ausserdem etwas mehr dorsal oder ventral verschoben werden. Bei stärkerer Kontraktion der dorsokaudalen, bzw. ventrofrontalen Muskeln richtet sich die grösste Querachse schief nach vorn und unten (Abb. 12 a), bei stärkerer Kontraktion der dorsofrontalen bzw. ventrokaudalen Muskeln dagegen schief nach vorne und oben (Abb. 12 b). Welche Bedeutung diese verschiedene Einstellung der Statocyste haben kann, ist schwer zu sagen. Dass sie in irgendeinem Zusammenhang mit der Funktion der Statocyste steht, ist aber wahrscheinlich.

VERDAUUNGSAPPARAT.

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, muss Steinböck's Auffassung von den Darmverhältnissen des Tieres im Hinblick auf die neuen Funde aufgegeben werden. Erstens hat *Nemertoderma* einen wirklichen Darm[1]), bei dem allerdings die bei den Turbellarien ge-

[1]) Dass Steinböck statt dessen ein Acölen-Syncytium gefunden hat, lässt sich vielleicht durch das weniger fortgeschrittene Entwicklungsstadium seines Tieres erklären.

wöhnliche Syncytiierung vorkommt, man aber jedenfalls immer besondere, diskrete Zellen unterscheiden kann, die Körnerkolben, und in der Mitte ein Darmlumen. Zweitens ist der Darm vom Parenchym wohlabgegrenzt, wenn auch eine Membrana propria fehlt. Drittens ist eine Mundöffnung vorhanden aber nicht kaudal, wie STEINBÖCK glaubt, sondern ventral.

Was zuerst die Mundöffnung betrifft, so habe ich sie in *keiner* meiner neun Schnittserien durch völlig geschlechtsreife Tiere finden können (vgl. Abb. 10 b und 12 b!). Dagegen tritt sie mit wünschenswertester Deutlichkeit in meinen Schnittserien durch junge Tiere hervor. Es hiesse vielleicht zu weit gehen, wollte man hieraufhin annehmen, dass die Mundöffnung bei älteren Tieren völlig obliterierte. Aber vielleicht verliert sie bei älteren Tieren ihre ursprüngliche Bedeutung. Wie in der Einleitung gesagt wurde, glaube ich Grund für die Annahme zu haben, dass die Tiere in älteren Stadien hauptsächlich ihre eigene Körpersubstanz verbrauchen. Dabei spielen Überschüsse von Geschlechtsprodukten, besonders Eier, die in die Darmwand hineinwandern und verdaut werden, nicht die geringste Rolle.

Die Lage der Mundöffnung geht aus der Abb. 8 a (12 a) hervor. Sie liegt also gerade unter dem mittleren Teil des Eierstocks (etwa 2/3 der Körperlänge von vorn an gerechnet). Sie führt in ein enges, za 50 μ langes Pharynxrohr hinein. Dieses wird ganz einfach durch einen Fortsatz des Darmepithels gebildet, der sich um die Kanten der umgebenden Haut herumschlägt und sie bekleidet. Die Kerne der Pharynxwand sind in deren dünnstem Teil lang und schmal (13 × 2 –3 μ), während die Kerne des ventralen Darmepithels in der Regel kugelrund, 5—6 μ breit, sind. Eine besondere Pharynxmuskulatur ist nicht vorhanden, sondern die Pharynxmuskeln sind nur ein Teil der Hautmuskulatur, deren Ring- und Längsfasern rings um den Pharynx auseinanderweichen. Eigentümlicherweise ragt fast in jedem Schnittpräparat durch junge Tiere ein konischer Zapfen von der dorsalen Darmwand in den Pharynx herunter (in dem Schnitt, der in der Abb. 12 a wiedergegeben ist, ist nur die Kante dieses Zapfens getroffen worden, weshalb er nur als ein Faden hervortritt). In einigen Schnitten ragt dieser Zapfen sogar aus der Mundöffnung heraus und kann da mit Kontraktion bei der Fixierung zusammenhängen.

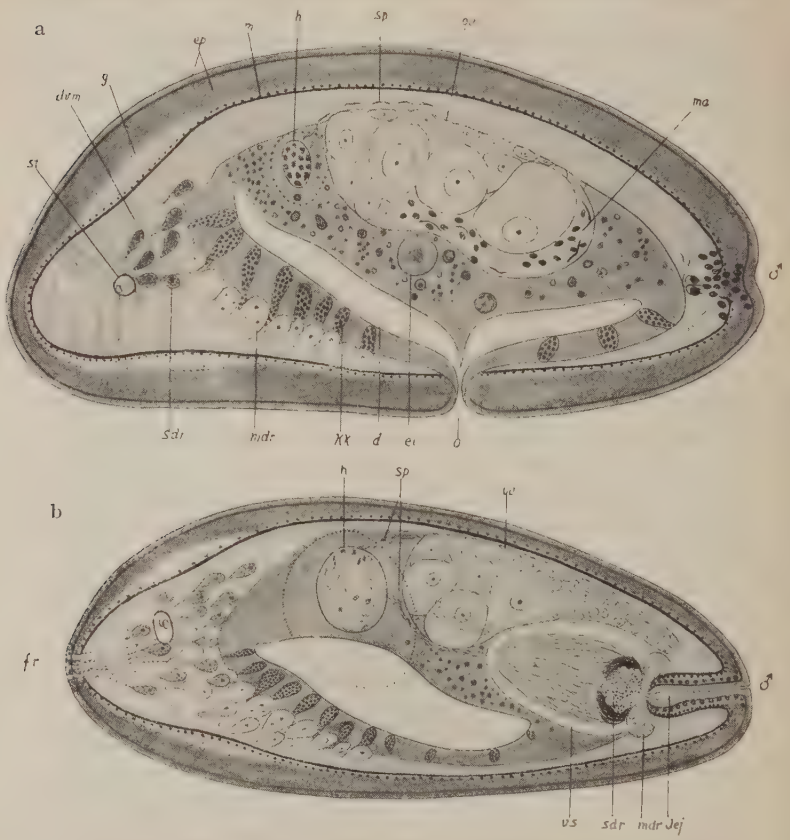
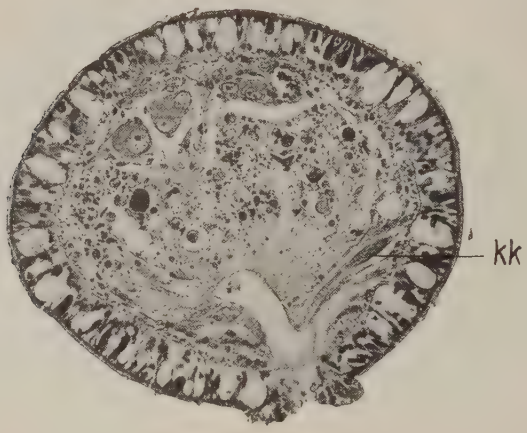


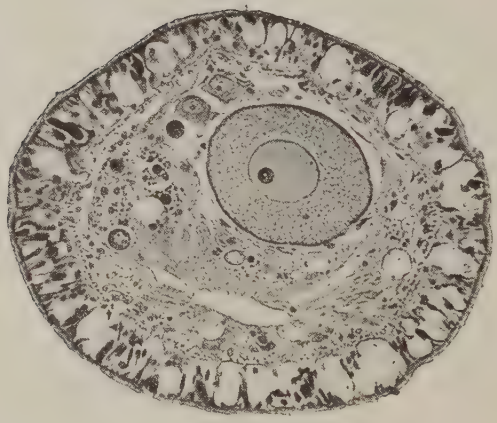
Abb. 8 a—b. *Nemertoderma* STEINBÖCK. Organisation a) eines jungen, b) eines völlig geschlechtsreifen Tieres; halbschematisch unter Zugrundelegung der Schnitte a) und b) der Abb. 12 mit Abbes Zeichenapp. gez. Die grössten Umrisse der Hoden in den betr. Schnittserien sind punktiert eingetragen. d Darmlumen, dej Ductus ejaculatorius, dvm Dorsoventralmuskeln, ei halbverdautes Ei im Darmepithel, ep Epithel, fr Frontaldrüsen (i na) sind nur die Drüsen, nicht deren Ausführgänge eingetragen), g »Gehirn», h Hode, kk Körnerkolben, m Hautmuskelsack, ma Matrix der Eizellen, mdr muköse Drüse, o Mund, ov Ovarium, sdr seröse Drüse, sp Spermien, st Statocyste, vs Vesicula seminalis, ♂ männliche Geschlechtsöffnung.

Diesfalls zeigt auch der Eierstock Neigung, in den Plasmazapfen auszufliessen. Von einer so starken Kontraktion kann jedoch kaum die Rede sein betreffs des in der Abb. 12 a abgebildeten Schnittes. Der Eierstock hat hier eine normale Lage. Ich deute diese Erscheinung so, dass die Tiere auch beim Fressen einen Teil der dorsalen Darmwand durch Kontraktion der Körpermuskulatur herausstülpen. An diesen Plasmazapfen kleben Nahrungsorganismen fest und werden dann mit dem Zapfen in den Darm zurückgezogen. Dies würde vielleicht die Schluckbewegungen ersetzen, welche der Pharynx infolge seines einfachen Baus nicht auszuführen vermag.

Der Darm weist einen ganz verschiedenen Bau in seinem ventralen und in seinem dorsalen Teil auf (Abb. 8—9). Nur in dem ersteren findet man die »Körnerkolben» (kk), jedoch bedeutend zahlreicher im präpharyngealen als im hinteren Teil. Das Epithel ist hier etwa gleich hoch (za 25 μ) oder gegen den vordersten Teil etwas an Höhe zunehmend (maximal za 50 μ). Die Kerne sind hier immer deutlich und liegen gewöhnlich in den basalen Teilen der Zellen. Von den Kernen der gewöhnlichen Resorptionszellen ist soeben die Rede gewesen. Die Kerne der »Körnerkolben» sind gewöhnlich etwas kleiner, werden aber von Hämatoxylin bedeutend stärker gefärbt. Das Sekret der Körnerzellen färbt sich hingegen stärker mit Eosin. Man findet nur einige wenige kleine Nahrungskörper in den ventralen Resorptionszellen, und das ventrale Epithel scheint darum hauptsächlich sezernierende Funktion zu haben. — Die Verdauung und die Resorption scheinen hauptsächlich der dorsalen Darmwand obzuliegen. Hier fehlen oft deutliche Zellgrenzen. Das Epithel trägt hier das Gepräge eines verdauenden Syncytiums und wird mächtiger, in den zentralen Teilen bis 75 μ hoch. Die »Körnerkolben» werden hier ganz und gar vermisst. Die Zellkerne sind spärlich, grösser als die des ventralen Epithels und liegen in wechselnden Höhenlagen. In Vakuolen liegen Massen kleinerer und grösserer, stark färbbarer Nahrungskörper von verschiedenem Aussehen eingeschlossen. Vollgepfropft mit kleinen Nahrungskugeln sind besonders die Zellen des vordersten Teils des Dorsalepithels. Weiter nach hinten kommen hauptsächlich grössere Nahrungskörper vor. Unter diesen bemerkt man besonders Eizellen in verschiedenen Stadien der Resorption, eine, wie es scheint,



a



b

Abb. 9 a—b. *Nemertoderma* STEINBÖCK. Mikrophotogramme von Schnitten aus einer Querschnittserie durch ein junges Tier; a) durch die Mundgegend (kk Körnerkolbdrüse), b) durch den hinteren Teil des Eierstocks mit einem reifen Ei.

völlig normale Erscheinung sowohl bei jüngeren als bei älteren Tieren. Bei den ersteren ist der Nahrungsinhalt des Darmes weit grösser als bei den älteren Tieren, deren Darmepithel fast nur Reste solcher Geschlechtsprodukte beherbergt. Ich stelle dies mit der abnehmenden Körpergrösse und Nahrungsaufnahme der älteren Tiere in Zusammenhang (S. 50).

Diese verschiedene Ausdifferenzierung des dorsalen und ventralen Darmepithels hat ihr grosses Interesse auch betreffs der Nahrungsaufnahme und bildet eine gute Stütze für meine Ansicht von der Bedeutung des dorsalen Plasmazapfens in dieser Hinsicht.

Eine besondere Tunica propria besitzt die Darmwand zwar nicht, aber die Grenze gegen das Parenchym ist überall deutlich. Ein allmählicher Übergang, wie STEINBÖCK meint, findet nicht statt. Man kann aber oft, besonders im vorderen Teil des Darmepithels, sehen, wie die Körnerzellen mit ihren basalen Teilen sich zwischen die angrenzenden, grossen Schleimdrüsen des Parenchyms einkeilen (vgl. Abb. 8!).

GESCHLECHTSORGANE.

Es ist mir gelungen, *Nemertoderma* in allen Stadien der Geschlechtsentwicklung anzutreffen. Das Ergebnis hat eine völlige Umdeutung der von STEINBÖCK gemachten Beobachtungen mit sich gebracht. Ich will kurz rekapitulieren was ich in der Einleitung davon gesagt habe. Die von mir Anfang Juli erbeuteten Tiere haben völlig entwickelte Eier, die Hoden sind dagegen klein, und der männliche Ausführapparat befindet sich in dem ersten Entwicklungsstadium. In diesem Stadium zeigen sie eine auffällige Übereinstimmung mit STEINBÖCK's Beschreibung und Abbildung. Das von ihm am 12. VIII in 250 m Tiefe gefundene Tier muss also ein junges Tier gewesen sein. Diese Verspätung in der Entwicklung des Exemplares von STEINBÖCK kann vielleicht in Zusammenhang mit den anormalen Lebensverhältnissen in den grossen, kalten und nahrungsarmen Tiefen gesetzt werden[1]), denn auch bei Grönland hat

[1]) Auch die geringe Grösse seines Exemplares (S. 48) steht vielleicht mit diesen anormalen Lebensverhältnissen in Zusammenhang.

wohl *Nemertoderma* ihr eigentliches Verbreitungsgebiet in seichterem Wasser. Ihre volle geschlechtliche Entwicklung, wenn auch Testes und männliche Ausführgänge ausgebildet sind, erreicht *Nemertoderma* bei uns Anfang August. Es ist natürlich möglich, dass gewisse Verschiebungen in diesen ungefähren Zeitgrenzen von einem Jahre zum nächsten je nach wechselnden äusseren Bedingungen eintreten können, wie auch, dass mehr als eine Generation im Jahr erzeugt wird.

MÄNNLICHE ORGANE.

Nach Steinböck sollen sowohl Eier wie Spermien aus einem gemeinsamen unpaarigen dorsalen Keimlager gebildet werden, das keine Membran gegen das umgebende Plasmodium zeigt. Aus diesem Keimlager sollen die Geschlechtszellen, je nachdem sie entwickelt werden, vorrücken und nach wiederholten Zellteilungen sich entweder zu Spermien oder zu Eiern differenzieren. Die ersteren sammeln sich nach vorne in einem Hohlraum ohne eigene Wände, einer Samenblase. Die letzteren biegen hinter der Samenblase nach unten und hinten um, reifen und vergrössern sich unterwegs um zuletzt durch die Mundöffnung, die S. in das kaudale Ende verlegt, entleert zu werden. Keine, weder männliche noch weibliche, Ausführwege existieren nach Steinböck.

Er ist durch seine Auffassung, dass das Tier sehr primitiv wäre, dazu verleitet worden primitive Organisationszüge zu sehen, wo solche nicht vorhanden sind. Ein gemeinsames Keimlager gibt es in der Tat nicht. Das Organ, das Steinböck als Samenblase betrachtet, ist nur der eine, bei seinem Jugendtier wenig entwickelte Testikel, von wo die Samenzellen als zerstreute, verzweigte Striche ihren Weg nach hinten zu der eigentlichen Samenblase nehmen, die erst bei der vollen männlichen Geschlechtsreife ganz entwickelt ist. Es ist ganz einfach einer dieser Samenstriche mit dorsaler Richtung, den S. als die Verbindung des »Keimlagers» mit der »Samenblase» deutet. Wenn man ohne vorgefasste Meinung das Organisationsschema betrachtet, das S. gibt (Fig. 2, S. 57), erhält man auch die Auffassung, dass die Samenzellen nach hinten und nicht in der entgegengesetzten Rich-

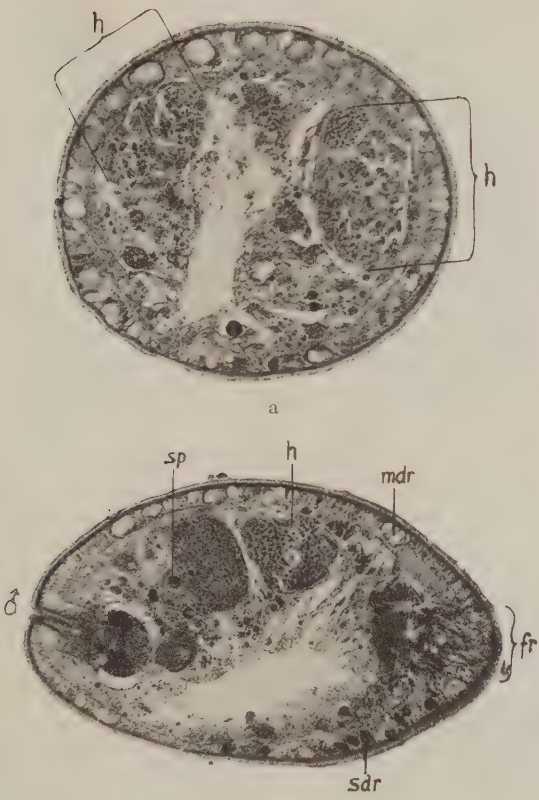


Abb. 10 a b. *Nemertoderma* STEINBÖCK. Mikrophotogramme von Schnitten durch ältere Tiere; a) Querschnitt durch die Hodengegend, b) Sagittalschnitt. Bezeichnungen wie in Abb. 8.

tung wandern. Wie ist es nun zu erklären, dass S. nur einen Testikel gefunden hat, denn als einen solchen identifiziere ich von nun an die »Vesicula seminalis» (v. s.) seiner Figur 2? Die Erklärung muss darin gesucht werden, dass die Hoden bei seinem Jugendtier noch sehr

wenig entwickelt sind und der eine vielleicht kaum mehr als angelegt ist. Darauf deuten auch STEINBÖCK's Worte: »die Zahl der Spermien ist eine verhältnismässig geringe zu nennen». Wie der Querschnitt Abb. 10 a durch ein völlig entwickeltes Tier zeigt, ist der eine Hoden etwas kleiner als der andere, was durchgehend der Fall zu sein scheint.[1]) Diese ungleichseitige Entwicklung der Hoden macht sich auch bei jungen Tieren bemerkbar, wo sie noch nicht völlig entwickelt sind.[2]) Der grössere Hoden liegt zugleich etwas weiter nach hinten als der kleinere, so dass man in einer Querschnittserie zuerst den kleineren, dann die beiden und zuletzt nur den grösseren Hoden trifft. Da das Tier STEINBÖCK's noch etwas jünger ist, hat er nur den einen, grösseren Hoden beobachtet. In seiner Originalserie glaubte ich Spuren von dem anderen Hoden unterscheiden zu können, da aber das Tier etwas schief geschnitten war, konnte ich darüber nicht ins reine kommen.

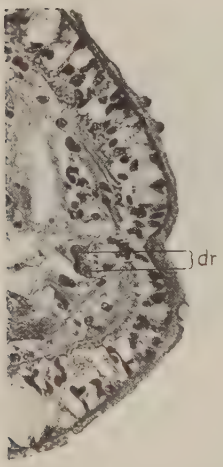
Der Hoden (= STEINBÖCK's Vesicula seminalis) soll nach S. nur ein Hohlraum ohne eigene Wände in dem verdauenden Syncytium sein. In Wirklichkeit liegen zwar die Hoden in der dorsalen Darmwand eingebettet, aber doch von einer Tunica propria umgeben. Dies kann deutlich beobachtet werden, wenn die Hoden etwas geschrumpft sind. Die Spermiogenese habe ich nicht im Detail verfolgt; allem nach zu urteilen verläuft sie in gewöhnlicher Weise. Die reifen Spermien sind lang, fadenförmig, etwas dicker im vorderen Teil und nach hinten gleichmässig sich verschmälernd, wie die Abb. 1 g zeigt.

Von den Hoden wandern die Spermien in langen, sich verzweigenden und wieder anastomosierenden Strichen nach der grossen Vesicula seminalis in dem Hinterende. Diese wird von den nach und nach sich ansammelnden Spermienmassen immer mehr ausgedehnt.

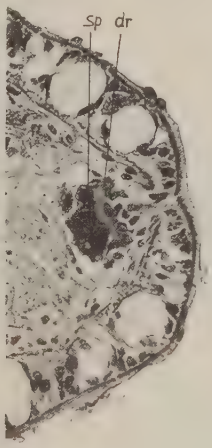
---

[1]) Auf diesem Querschnitt misst der grössere Hoden 67 × 113 μ, der kleinere 57 × 88 μ; auf dem Längsschnitt, Abb. 13 misst der Hoden 118 × 155 μ, der Hoden der entgegengesetzten Seite maximal 98 × 134 μ.

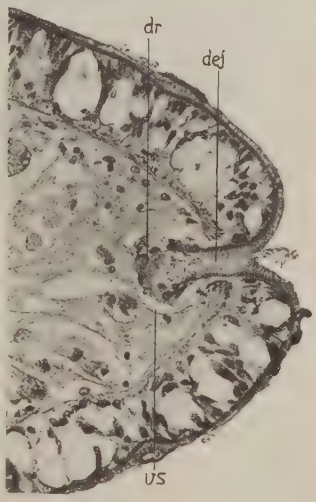
[2]) Bei dem Tiere, das in Längsschnitt in Abb. 12 a abgebildet ist, sind die grössten Dimensionen des einen Testis 52 × 77 μ, des anderen 41 × 62 μ, in der Querschnittserie, Abb. 6, misst der eine Testis maximal 67 × 124 μ, der andere 62 × 103 μ.



a

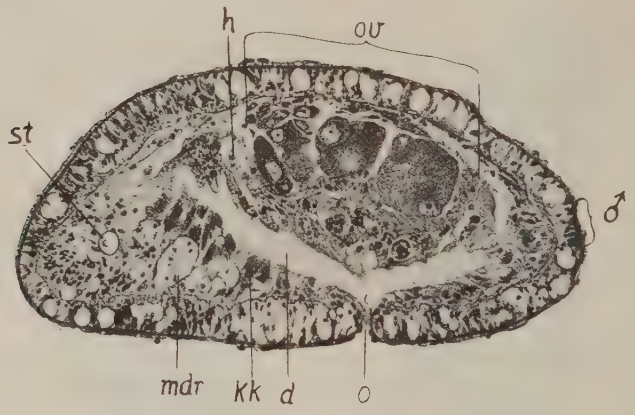


b

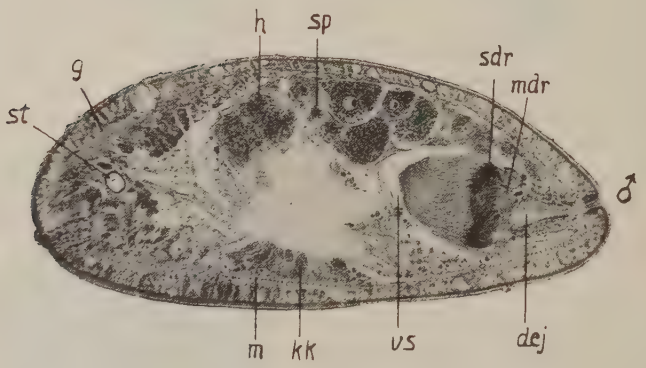


c

Abb. 11 a—c. *Nemertoderma* STEINBÖCK. Mikrophotogramme von Längsschnitten durch junge Tiere die Entwicklung des männlichen Ausführapparates zeigend; in a) Einbuchtung des Epithels, beginnende Einwanderung von Epithelkernen und Anlegen der Schleimdrüsen; in b) Entwicklung der Vesicula seminalis (schon mit Spermaklumpen!); in c) der Ductus ejaculatorius grösstenteils ausgebildet (die inneren Teile dagegen nicht so weit entwickelt wie in b!.) Bezeichungen wie in Abb. 8.



a



b

Abb. 12 a—b. *Nemertoderma* Steinböck. Mikrophotogramme von Schnitten; a) Sagittalschnitt durch ein junges Tier (nur weiblich geschlechtsreif); b) durch ein altes Tier (in männlicher Geschlechtsreife);

Die grössten Samenstriche scheinen lateral zu liegen, aber auch dorsal und ventral vom Eierstock ja scheinbar geradezu im Eierstock eingebettete Samenstriche sind beobachtet worden. Was die letzteren betrifft, so ist der Eierstock wahrscheinlich während seiner Entwicklung mit einigen Loben um sie herumgewachsen.

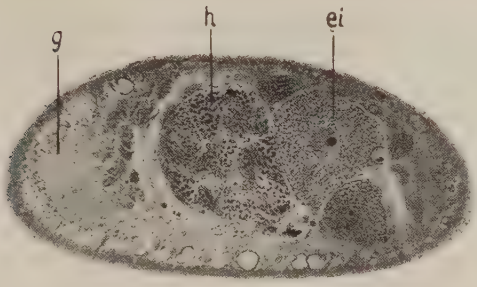


Abb. 13. *Nemertoderma* STEINBÖCK seitlicher Längsschnitt durch das »Gehirn» und die Hoden eines älteren Tieres (aus derselben Serie wie 12 b)!).

Die Vesicula seminalis und ihr Ausführgang, der Ductus ejaculatorius, sowie die in den Übergang zwischen ihnen einmündenden Drüsen werden zuletzt entwickelt. Sie entstehen an der Stelle, an die STEINBÖCK die Mundöffnung des Tieres verlegt. Die Abbildungen 11 a—c geben eine Vorstellung von dem Entwicklungsgang. Zuerst buchtet sich das Epithel im hinteren Pol des Tieres, wo die Epitheldrüsen fehlen, nach innen. Die Kerne vermehren sich durch Teilungen. Im Hautmuskelsack bildet sich scheinbar eine Öffnung. Durch diese dringt das Epithel mit seinen Kernen hinein und fängt an den Kanal, der durch die fortgesetzte Invagination allmählich gebildet wird, zu tapezieren. Das Epithel des Ductus ejaculatorius ist demnach gewöhnliches, bewimpertes Epithel. Um diese Epithelwand wachsen dann die Fasern der Hautmuskelschicht zu einer eigenen Muskelschicht des Ductus aus. Diese hat dieselbe Lagerung wie im Hautmuskelsack, also unter dem Ductusepithel Ringfasern und ausserhalb dieser Längsfasern. Gleichzeitig mit dem Ductus ejaculatorius entwickeln sich die inneren Teile, die Vesicula seminalis und das Drüsensystem. Ob die Drüsenzellen ebenfalls umgewandeltes Epithel sind oder von dem Parenchym herstammen, will ich unentschieden lassen; ich bin jedoch geneigt, das erstere anzunehmen. Die Vesicula seminalis wird aus Hohlräumen gebildet, die im Parenchym innerhalb und um die Drüsenzellen entstehen. Schon in diesen frühzeitigen Stadien sammeln sich in den Hohlräumen Samenklumpen, die daher un-

mittelbar an den Drüsenzellen festzusitzen scheinen. Wenn auch die Vesicula seminalis in ihrem Anfang als ein unregelmässiger Hohlraum ohne eigene Wände entsteht, so wird doch von dem umgebenden Parenchym eine, wenn auch äusserst dünne, Membrana propria mit lichten, platten Kernen ausgebildet.

Die Abbildungen 8 b und 12 b zeigen den männlichen Ausführapparat bei voller Geschlechtsreife. Die Vesicula seminalis misst hier za 122 μ in der Länge und maximal za 90 μ in der Breite. Sie ist abgerundet konisch oder breit eiförmig, mit ihrer Spitze nach vorn gerichtet und umschliesst basal wie eine Haube eine Sammlung ungestielter, seröser Drüsen, deren körniges Sekret von Eosin stark gefärbt wird. Wahrscheinlich sondern diese Drüsen eine Nahrungsflüssigkeit für die Spermien ab, welche die Samenmassen gleichzeitig verdünnt. In der Umgebung dieser Drüsen tingieren sich die Samenmassen stark mit Hämatoxylin. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dass die Köpfe der Samenfäden alle auf den Drüsen festsitzen. Das mehr blasige Sekret der ebenfalls ungestielten mukösen Drüsen färbt sich bleicher mit Eosin, aber stark mit Mucikarmin. Vielleicht kittet der Schleim bei der Kopulation die Spermien wieder zusammen. Der Ductus ejaculatorius ist in dem Längsschnitt Abb. 8 b 83 μ lang, in seinem breitesten, inneren Teil za 25 μ breit und in dem schmalsten, äusseren Teil nur za 6 μ breit. Seine Bewimperung ist, wenigstens in dem inneren Teil, fast doppelt so hoch wie die des gewöhnlichen Epithels. Die Mündungspore liegt dorsokaudal.

Wie die Kopulation vor sich geht, habe ich nicht beobachtet, aber wahrscheinlich wird dabei der Ductus durch seine eigene Muskulatur umgestülpt, so dass die Mündungen der mukösen Drüsen etwa an der Spitze des umgewendeten Ductus zu liegen kommen. Ebenfalls unentschieden muss ich lassen, ob die Mundöffnung als Injektionsort für die Samenflüssigkeit dient, oder ob hypodermale Injektion vorkommt. In einer Schnittserie durch ein junges Tier habe ich zahlreiche Spermien und Samenpakete in dem völlig unbeschädigten Rückenepithel oberhalb des Eierstocks gesehen. Dies dürfte vielleicht darauf hindeuten, dass wenigstens bei jungen Tieren eine Übertragung durch die Körperoberfläche stattfindet.

WEIBLICHE ORGANE.

Diese sind schon bei den ersten Stadien, die STEINBÖCK und ich untersucht haben völlig entwickelt mit grossen Eiern, die offenbar in Begriff sind, das Tier zu verlassen (Fig. 6, Taf. II bei STEINBÖCK und Abb. 9 b). Ein Fall von Protogynie liegt also hier vor, wobei aber nicht vergessen werden darf, dass die Eientwicklung auch nach Erreichen der vollen männlichen Geschlechtsreife fortfährt. Wie ich oben betont habe, existiert kein gemeinsames Keimlager für Samen- und Eizellen, sondern das Tier hat einen wohl abgegrenzten, unpaarigen Eierstock. Dieser liegt dorsal hinter den Hoden und wie die letzteren scheinbar in dem dorsalen Darmsyncytium eingebettet. Es ist m. E. nicht unwahrscheinlich, dass der Eierstock ursprünglich paarig ist wie die Hoden. Man findet nämlich, dass er in seinem vorderen Teil bisweilen als eine im Querschnitt paarige Sammlung von Eizellen erscheint, durch einen schmalen Parenchymstreifen getrennt (Abb. 6 e und 9 a). Ob eine für den ganzen Eierstock gemeinsame Hülle vorhanden ist oder nicht, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. Anfangs findet sich auf der Ventralseite des Eierstocks eine stellenweise bis 25—30 μ dicke, retikuläre Schicht mit zahlreichen, eingestreuten, ovalen, za 4—6 μ langen Kernen und eingebetteten Samenfäden (Abb. 8 a, ma). Diese Schicht geht auf der lateralen und kaudalen Seite des Eierstocks in die jüngsten Eistadien allmählich über. Bei den ältesten Exemplaren fehlt das retikuläre Bett oder es ist sehr schwach entwickelt. Es dient darum wahrscheinlich als Matrix für Eizellen, wobei die Kerne als Kerne der Oocyten Verwendung finden. Vielleicht vermag das Retikulum auch durch elastische Zusammenziehung die reifen Eier herauszutreiben. Schwerer ist freilich die Gegenwart von Spermien zu erklären. Stammen sie von den eigenen Hoden des Tieres, so würde dies auf Selbstbefruchtung deuten, — die Spermienstriche streichen, wie oben erwähnt wurde, in unmittelbarer Nähe des Eierstocks vorüber. Stammen sie von einem anderen Tiere, so wäre in erster Hand daran zu denken, dass gleichzeitig Tiere in voller männlicher Geschlechtsreife vorhanden sind, was unwahrscheinlich ist. Jedenfalls kommen in meinem Material nur Tiere in etwa demselben Entwicklungsstadium gleichzeitig vor.

Vielleicht ist jedoch die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, dass die Tiere sich gegenseitig befruchten können noch ehe sie völlig geschlechtsreif sind (vgl. oben!).

Die jüngsten Eier findet man im dorsalen Teil des Eierstocks, der dem Hautmuskelsack dicht angedrückt liegt, dem »Keimlager» Steinböck's entsprechend. Wie S. beschreibt, entwickeln sie sich von hier nach vorn, zuerst zu Klumpen von Eiern vereinigt. Danach werden sie von neuen Eiermassen auf der Ventralseite niedergedrückt. Zuletzt isolieren sie sich voneinander. Die grössten, legefertigen Eier findet man in dem ventrokaudalen Teil des Eierstocks. Im Querschnitt in der Abb. 9 b misst die grosse Eizelle za 135 u, ihr Kern za 57 μ und der Kernkörper 13 μ. Steinböck gibt für sein Tier an, dass der Kern der grossen Eizelle 35 μ, dessen Kernkörper fast 15 μ im Durchschnitt misst; er nennt kein Mass für die ganze Eizelle, eine vergleichende Messung an seiner Fig. 6, Taf. II zeigt aber, dass sie etwa 80—90 μ messen dürfte. Dies ergibt ungefähr dieselbe Kernplasmarelation wie betreffs meines Tieres.

Von wo erhält die Eizelle die Nahrung, die zur Entwicklung dieser verhältnismässig enormen Eier nötig ist? Ebensowenig wie Steinböck habe ich etwas beobachten können, was darauf deuten würde, dass gewisse Keimzellen als Nahrung für die anwachsenden Eizellen verbraucht werden. Auch gibt es nicht wie bei *Hofstenia* Follikelzellen, welche die Eier mit Dotterkörnern versehen. Die einzige Möglichkeit ist, scheint es mir, dass der Eierstock, dank seiner im Darmepithel eingesenkten Lage, Nahrung durch Diffusion vom Darm her bekommt. Der Mangel an Dotterstöcken oder besonderen Nahrungszellen würde also durch die Lage des Eierstocks innerhalb des Darmsyncytiums kompensiert werden. In diesem Zusammenhang wäre auch daran zu erinnern, dass auch die Hoden die entsprechende Lage und wahrscheinlich den entsprechenden Vorteil von dieser Lage haben. Es ist klar, dass, wenn alle Eimutterzellen sich zu Eiern entwickeln sollten, die Anzahl der letzteren nicht gering veranschlagt werden kann, wie Steinböck es meint (a. a. O., S. 73). Ein Teil der Eier erreicht jedoch nicht volle Reife sondern wird im dorsalen Darmsyncytium resorbiert. Auch Einukleolen ähnliche, stark eosinophile Kugeln, in Vakuolen liegend, trifft man da sehr häufig an. Dies stimmt

übrigens mit den Beobachtungen STEINBÖCK's gut überein (a. a. O.). Dieser Zerfall von Eizellen geschieht schon bei den jüngsten Stadien, scheint aber bei den älteren Tieren sich zu steigern. Ein solches Tier (Abb. 10 a stellt einer Querschnitt durch dasselbe dar) zeigt gleichzeitig mit voller männlicher Geschlechtsreife eine völlige Degeneration des Eierstocks; statt dessen finden sich im dorsalen Darmsyncytium reichlich Eier in starkem Auflösungszustande. Ist das nicht ein normales Verhalten mit zunehmendem Alter, und markiert es nicht möglicherweise eine beginnende Degeneration des ganzen Tieres? Solchenfalls würde die weibliche Geschlechtsentwicklung, die vor der männlichen anfängt, anderseits auch vor dem Ende der letzteren abgeschlossen sein, was nicht unglaublich erscheint. Möglicherweise wird das Nahrungsmaterial der Eier zur Vollendung und Beendigung der Spermienentwicklung verbraucht. Dadurch würde die aufhörende Assimilation von Nahrungsmaterial, das von aussen herstammt, ersetzt werden. Dies würde anderseits nicht ohne eine durchgreifende, allgemeine Resorption von Nahrungsmaterial aus den Geweben und dadurch bedingte Reduktion des Körpervolumens von statten gehen

Ausführgänge für die Eier fehlen ganz, was auch STEINBÖCK hervorhebt. In Anbetracht dessen, dass der Hautmuskelsack wohlentwickelt und das Epithel besonders mächtig ist, scheint es natürlich, dass die Eier durch das dorsale Darmsyncytium zuerst in das Darmlumen und dann durch die Mundöffnung heraustransportiert werden. Wie oben bemerkt wurde, kann das kaudale Ende nicht für die Entleerung der Eier in Anspruch genommen werden, wie STEINBÖCK dies meint.

SYSTEMATISCHE STELLUNG.

Ich bin natürlich mit STEINBÖCK darin einig, dass *Nemertoderma* zu den Turbellarien gerechnet werden muss, damit hört aber die Übereinstimmung zwischen unseren Auffassungen von dem Tiere auf. Dass das Tier nicht länger als eine acöle Turbellarie betrachtet werden kann — wenn man das alte System mit Mangel oder Vorkommen eines Darmes als Einteilungsgrund beibehalten will — ist ja klar.

In Wirklichkeit zeigt das Tier eine verwirrende Mischung von niedrigen und ziemlich hoch entwickelten Organisationszügen, die es sehr schwer machen, die Frage nach dessen Stellung sicher zu entscheiden. Nehmen wir in der von STEINBÖCK gewählten Reihenfolge in Kürze die systematisch wichtigsten Punkte durch, um zu sehen, ob sie vielleicht einigen Anhalt liefern können.

1. Die *weiblichen Geschlechtsorgane* sind primitiv gebaut, denn es fehlt eine Differenzierung in dotter- und eizellproduzierende Abschnitte, wie auch besondere Ausführgänge für die Eier mit dazu gehörenden Drüsen fehlen. Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass diese Primitivität sekundär sein sollte. In diesen Charakteren stimmt *Nemertoderma* mit den Acölen, den Catenuliden unter den Rhabdocölen und mit *Hofstenia* unter den Allöocölen überein. Die Microstomiden haben freilich ein unpaariges Ovarium, aber mit einem mit Drüsen versehenen Ausführgang. — Die dorsale Lage der weiblichen Gonade erinnert an die gewisser Acölen, dagegen nicht an die Catenuliden und Microstomiden (deren ungeschlechtliche Fortpflanzung einen anderen trennenden Charakter ausmacht) oder an *Hofstenia*. STEINBÖCK hält es für wahrscheinlich, dass eine Verwandschaft zwischen *Nemertoderma* und den Catenuliden vorliegt, und stützt sich hierbei auf seine Ansicht über die Unpaarigkeit der Gonaden. Da eine solche Unpaarigkeit jedenfalls nicht betreffs der Testes bei *Nemertoderma* vorliegt und so viele andere Verschiedenheiten existieren, scheint dieser Schluss unhaltbar. Ebenso scheint es mir, dass der unpaarige, über dem Darm liegende Eierstock gewisser Cylindrostomiden (a. a. O., S. 74—75) nur eine flüchtige Ähnlichkeit, keine wirkliche Verwandtschaft mit diesen Allöocölen bedeutet. Auch hier sind die Verschiedenheiten (andere Teile der weiblichen Organe, männlicher Kopulationsapparat, Epithel, Nervensystem usw.) jedenfalls allzu gross.

Was die Ausführweise der reifen Eier betrifft, so erinnert sie nicht nur an die der Acölen sondern auch an das Verhältnis bei verschiedenen, im System weit voneinander getrennten rhabdocölen und allöocölen Formen (unter den ersteren Catenulidae und *Breslauilla*, unter den letzteren wahrscheinlich *Hofstenia*). Zweifelsohne haben wir hier einen primitiven Zug, wie auch Reisinger (1930, S. 24) meint.

— Auch die Resorption von überflüssigen Fortpflanzungsprodukten im Darm ist ein ursprünglicher Sparsamkeitszug, der viele, weit voneinander abstehende Turbellariengruppen charakterisiert. Wo der weibliche Apparat eigene Ausführgänge hat und vom Darm überhaupt mehr isoliert ist, pflegt ja der Transport durch einen Ductus genito-intestinalis vor sich zugehen, der bei *Nemertoderma* unnötig ist.

Die *männlichen Organe* haben wenigstens *einen* primitiven Zug: dass Vasa efferentia und deferentia fehlen, wodurch die Spermien sich Wege durch Parenchymlücken nach der Samenblase suchen müssen, wie bei den Acölen. Auch der männliche Ausführapparat im übrigen ist verhältnismässig einfach gebaut und erinnert an den der Acölen. Am nächsten kommt er vielleicht solchen acölen Formen wie den von An der Lan beschriebenen Grönlandstypen *Proaphanostoma viride, Haploposthia brunea* und *Parahaplodiscus ruber*. Wir finden dort eine Vesicula seminalis, jedoch ohne Drüsenapparat, und einen bewimperten Ausführgang (*Parahaplodiscus*), der mit einer terminalen Kaudalpore ausmündet.

Dagegen ist der konzentrierte Bau sowohl des Ovars wie der Hoden (mit deren Tunica propria!) ein Charakter, der *Nemertoderma* entschieden von den Acölen trennt und sie an höhere Formen anknüpft.

2. Die wichtigsten Charaktere des *Nervensystems* sind die epitheliale Lage und der Mangel an einem konzentrierten Gehirn. Beide werden von Steinböck als primitive Züge gedeutet. Ein epitheliales oder subepitheliales Nervensystem finden wir bei vielen Acölen und zwar mit einem kalottenartigen Gehirn verbunden. Steinböck und An der Lan (a. a. O.) haben viele interessante Acölen aus Grönland beschrieben, die ein solches Nervensystem besitzen. Unter nicht acölen Formen kenne ich nur ein Beispiel vor einem subepithelialen Nervensystem, nämlich bei *Hofstenia* (die Steinböck jedoch geneigt ist zu den Acölen zu rechnen). Die genannten Forscher betrachten das epitheliale oder subepitheliale Nervensystem als das ursprüngliche, während Bock behauptet, dass die subepitheliale Lage bei *Hofstenia* eine sekundäre ist und dass das Gehirn — stark reduziert — um die Statocyste liegt (S. 62). Ich habe im vorigen diese Frage in Zusammenhang mit der Frage über die Lage des Gehirns bei *Nemer-*

toderma ziemlich ausführlich diskutiert. Ich will hier nur wiederholen, dass ich mich skeptisch gegen die Steinböck'sche Einsenkungstheorie stelle und das »Statocystengehirn» als das ursprüngliche betrachte so lange nicht neue Funde seine Theorie annehmbarer machen. Es ist freilich sehr wahrscheinlich, dass ein lichter (sub)epithelialer Nervenplexus ein ursprünglicher Zug ist, und dass dieser Nervenplexus in dem Vorderende verstärkt wurde und gehirnförmig anschwoll. Es ist m. E. aber wenigstens ebenso wahrscheinlich, dass diese Gehirnbildung sekundär sein könnte — auf Überführung der Funktionen des primären Statocystengehirns bei gleichzeitiger Reduktion desselben beruhend — wie dass sie primär wäre. Bei gewissen Aphanostomiden (Acoela), die ich vorläufig bearbeite, liegt die Statocyste in einem netzartigen Gehirn aufgehängt, dessen Zweige zu einem subepithelialen Nervenplexus hinausgehen. Es scheint mir, als bedeute dies eine Dezentralisierung des Statocystengehirns. An der Lan's Bild vom Nervensystem bei *Haploposthia brunea* könnte ebensowohl als eine ähnliche Dezentralisierung des primären Statocystengehirns wie nach Steinböck's Einsenkungstheorie gedeutet werden.

Hinsichtlich des Baues des Nervensystems von *Nemertoderma* verweise ich auf S. 59ff. Meiner soeben begründeten Ansicht nach lässt sich kaum sagen, ob es primitiv gebaut ist oder nicht. Man kann jedoch sagen, dass es sehr an das Nervensystem der genannten Acölen und das von *Hofstenia* erinnert.

Das einzige Sinnesorgan, das gut ausdifferenziert ist, die Statocyste, gestattet auch nicht einen Schluss über die Verwandtschaftsverhältnisse. Eine Statocyste finden wir zwar durchgehends bei den Acölen, aber auch bei höheren Formen. Nur bei *Rhynchoscolex diplolithicus* (Catenulidae) sind zurzeit zwei Statolithen beschrieben worden, aber nach einer gefälligen Mitteilung Lektor Tor Karling's hat dieser dasselbe auch bei einer Monotide (Alloeocoela) aus Herdla (Norwegen) gefunden. Es kommt also eine zweisteinige Statocyste bei zwei weit verschiedenen Typen vor.

3. Der *Verdauungsapparat* zeigt ebenso wie die Geschlechtsorgane eine Mischung von primitiven und ziemlich hoch differenzierten Organisationszügen. Zu den ersteren können wir den sehr einfachen Pharynx rechnen, der eigentlich nur ein Fortsatz der Mundöffnung

zum Darmlumen ist. Es fehlen ihm eigene Muskulatur, Drüsen u. a. Differenzierungen jeder Art. Er ist also noch einfacher als der Pharynx simplex irgendeiner »cölaten» Turbellarie und erinnert am nächsten an den der Acölen. Auch die Abwesenheit einer Tunica propria könnte als ein primitiver Zug aufgefasst werden. Eine solche Tunica fehlt jedoch auch bei höher differenzierten Rhabdocölen, bei denen man sehen kann, wie z. B. die Dorsoventralmuskeln durch das Darmepithel gehen.

Es sind jedoch ein besonderes Darmepithel und ein Darmlumen vorhanden, das Darmepithel zeigt eine morphologische und physiologische Differenzierung zwischen dem Epithel der Dorsal- und der Ventralseite, und nur in dem letzteren kommen Körnerkolben vor. Alles Züge, die deutlich und klar beweisen, dass *Nemertoderma* von den eigentlichen Acölen getrennt werden muss. Ich muss aber einen gewissen Vorbehalt bezüglich des Darmlumens machen, denn tatsächlich findet sich ein solches bei gewissen Acölen. Bei vielen Acölen liegt ein Hohlraum innerhalb der Mundöffnung oder des Pharynx, und bei anderen Formen erweitert sich dieser zu etwas, das sehr wohl ein Darmlumen genannt werden könnte. An der Lan (a. a. O.) hat eine Proporide, *Archiproporus minimus*, mit einem solchen darmähnlichen Hohlraum von Grönland beschrieben, und ich selbst habe eine neue Proporide von Norwegen, bei der dieser Hohlraum noch stärker entwickelt ist. Solche Formen zeigen, wie wenig berechtigt die systematische Einteilung in Acölen und Cölaten eigentlich ist. Wir kennen ja anderseits viele Formen, die als Cölaten gerechnet werden, wo das Darmlumen wenigstens temporär von einem verdauenden Syncytium angefüllt wird, oder wo das Darmepithel ohne Grenze in das umgebende Mesenchym übergeht.

4. Hinsichtlich des *Epithels* verweise ich auf den Vergleich mit Steinböck's grönländischen Acölen, den ich oben angestellt habe (S. 51ff). Die Auflösung des Epithels in Säulen (Plasmapyramiden oder Palissaden) von Syncytiumnatur mit Kernen in verschiedenen Höhen, die homogene Aussenzone, die Abwesenheit einer Basalmembran, alle diese charakteristischen Züge finden wir bei diesen Formen wieder. Bei *Polysolenoposthia* ist das Epithel dazu von etwa derselben Dicke wie bei *Nemertoderma*. Auch *Hofstenia* ermangelt einer Basal-

membran und hat ein hohes Epithel, das aber hier von deutlich zellularem Bau ist.

Bock (a. a. O., S. 9) hat bei Hofstenia ein System von *intraepithelialen Muskelfasern* gefunden, das sehr an das feine Fibrillennetz von *Nemertoderma* erinnert. Bei *Hofstenia* verlaufen sie parallel mit der Oberfläche des Epithels, die obersten Fasern hauptsächlich als Ring-, die gröberen unteren Fasern als Längsfasern entwickelt. Die vertikal in das Epithel aufsteigenden Äste, die wir bei *Nemertoderma* gefunden haben, scheinen hier zu fehlen. Bei *Palmenia*, eine typische Acöle, hat Luther (1912) ebenfalls intraepitheliale Muskelfasern gefunden; ich kann seine diesbezüglichen Beobachtungen vollends bestätigen. Hier haben wir vielleicht das nächste Gegenstück zu den vertikalen Fibrillen bei *Nemertoderma*. Diese Fasern, die durch pinselförmige Verzweigung innerer Muskeln (besonders der Retraktoren des Atrium genitale) entstehen, gehen nämlich bis an dessen Aussenzone (die Cilienwurzeln nach Luther) hinauf und befestigen sich an dieselbe. Ähnliches ist übrigens auch bei gewissen Tricladen beobachtet worden (Korotneff 1909).

5. Der *Hautmuskelsack* hingegen ist fester und dichter gebaut als bei den Acölen. Wir finden nicht den allmählichen Übergang vom Parenchym in die Deckschicht (das Epithel), den z. B. Luther für *Palmenia* und An der Lan für die grönländischen Acölen angegeben haben. Dies ist vielleicht als ein höherer Organisationszug zu betrachten.

6. Die *Frontaldrüsen* erinnern ja wieder an das Frontalorgan der Acölen, obgleich dieses keine solchen grossen, mukösen Drüsen enthält wie das bei *Nemertoderma*.

Kurz zusammenfassend kann vielleicht gesagt werden, dass *Nemertoderma* nicht zu den Acölen s. str. gehört, dass sie aber in vielen Hinsichten nahe Anknüpfungspunkte an die Acölen hat. Sie zeigt ausserdem eine Mischung von Bauzügen, die bisher entweder für die Acölen oder für höhere Turbellarienformen als kennzeichnend

betrachtet worden sind. Man kann sie jedoch nicht als ein Bindglied zwischen den Acölen und einer besonderen, enger umschriebenen Gruppe der höher organisierten Turbellarien ausnützen. Man muss sich vo läufig damit begnügen, sie zwischen die Acöela s. str. und die Rhabdocoela-Alloeocoela im weiten Sinne zu stellen.

LITERATURVERZEICHNIS.

Bock, S., 1923. Eine neue marine Turbellariengattung aus Japan. Uppsala Universitets Årsskrift. Mat. och Naturvetenskap. 1.

Bresslau, E., 1933. Turbellaria in: Handbuch der Zoologie v. Kükenthal-Krumbach. Bd. 2.

Graff, L. v., 1904—08. Turbellaria. I Acoela und Rhabdocoelida. In: Bronn's Klass. Ordn. Bd. 4, Abt. 1 c.

—»— 1905. Turbellaria. I Acoela. In: Das Tierreich, 23 Lfg.

Korotneff, A., 1909. Mitochondrien, Chondriomiten und Faserepithel der Tricladen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 74.

Lan, H. An der, 1936. Acoela I. In: Ergebnisse einer von E. Reisinger u. O. Steinböck mit Hilfe des Rask-Örsted Fonds durchgeführten zoologischen Reise in Grönland 1926, 7. Vidensk. Meddel. fra Dansk naturh. Foren. Bd 99.

Luther, A., 1912. Studien über acoele Turbellarien aus dem Finnischen Meerbusen. Acta soc. pro Fauna et Flora fenn. Vol. 36, No. 5.

Reisinger, E., 1924. Die Gattung Rhynchoscolex. Z. f. Morph. und Ökol. d. Tiere. Bd. 1.

Steinböck, O., 1923. Die Bedeutung der Hofstenia atroviridis Bock für die Stellung der Alloeocoela im System der Turbellarien. Zool. Anz. Bd. 59.

—»— 1930—31. Nemertoderma bathycola nov. gen. nov. spec., eine eigenartige Turbellarie aus der Tiefe der Diskobay usw. In: Ergebnisse usw. (s. oben bei An der Lan), 2. Vidensk. Medel. fra Dansk naturh. Foren. Bd. 90.

Über die nordischen Formen von Arion circumscriptus Johnston.

Von

Hans Lohmander (Göteborg, Sverige).

Vor etwa zwanzig Jahren stellte Luther (1915) fest, dass wir bei dem bis dahin als *Limax* (*Agriolimax*) *agrestis* L. bezeichneten Formenkomplex wenigstens in den nordischen Ländern zwei gut getrennte Arten unterscheiden müssen, nämlich *Agriolimax agrestis* (L.) und *A. reticulatus* (Müll.), von denen die letztere schon längst als Farbenvarietät der ersteren betrachtet worden war. Die vorausgegangenen sorgfältigen und vorbildlichen Untersuchungen Luthers berücksichtigten nicht nur die äusseren Merkmale und die anatomischen Verhältnisse der beiden Formen, sondern auch biologische, ökologische und geographische Tatsachen, und wurden schliesslich auch experimentell ergänzt. Die Feststellungen Luthers sind seither von den meisten Molluskenforschern akzeptiert worden, und ich selbst kann sie, nach vieljährigen Untersuchungen der südschwedischen und dänischen Nacktschneckenfauna, für diese Gebiete durchaus bestätigen.

Schon als ich vor etwa 12 Jahren verschiedene aus Südschweden vorliegende Molluskeneinsammlungen bearbeitete, meinte ich auch bei der anderen unserer nordischen Nacktschneckenfamilien, *Arionidae*, einem ähnlichen Fall begegnet zu sein, u. zw. bei den unter dem Namen *Arion circumscriptus* Johnston zusammengefassten Formen. Die Verhältnisse erschienen jedoch hier verwickelter. Vor einer evtl. Publikation wollte ich deshalb die erreichten Resultate durch fortgesetzte Untersuchungen kontrollieren. Wegen anderer Arbeiten ist die Sache indessen bis heute im Hintergrund geblieben. In der Zwischenzeit hatte ich immerhin reichliche Gelegenheit, neue Einsammlungen zu machen und zu prüfen, u. zw. sowohl aus fast allen

Teilen Südschwedens als auch aus vielen Gegenden Dänemarks. Die Prüfung dieses neuen Materials bestätigte im wesentlichen meine frühere Auffassung. Verschiedene Punkte erscheinen jedoch noch heute unklar; erst experimentelle Untersuchungen können vermutlich hier die erwünschte Aufklärung herbeiführen. Zu hinreichend langen, ununterbrochenen Zuchtversuchen hatte ich aber wegen meiner vielen Reisen bisher keine Möglichkeit. Da eine fortgesetzte Bearbeitung der betreffenden Probleme unter allen Umständen durch eine eventuelle Mitwirkung anderer Forscher nur gewinnen wird, habe ich mich doch schon jetzt für eine Publikation der bisher festgestellten Tatsachen entschlossen.

Die erste einigermassen moderne Bearbeitung der nordischen Arioniden finden wir bei Steenberg in »Danmarks Fauna» (1911). Steenberg folgt hier in der Hauptsache Simroth, dessen »Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken» (1885) für die neuere Nacktschneckenkunde grundlegend ist. Dann erschien im Jahre 1922 Öklands »Arionidae of Norway», wohl die bisher ausführlichste Bearbeitung der Arionidenfauna eines bestimmten Gebietes, und vor allem wegen ihres reichen Bildmaterials von grossem und bestehendem Wert. Hinsichtlich der prinzipiellen Behandlung des Themas kann ich indessen Ökland nicht immer beistimmen. So scheint mir besonders seine Besprechung des norwegischen *Arion circumscriptus* trotz grosser Ausführlichkeit kaum befriedigend. Schon die Liste der wichtigsten Synonyme erweist sich als unvollständig. Es fehlt darin vor allem *Arion Nilssoni* Pollonera (1887), der auf skandinavische Tiere begründet wurde und nach Pollonera mit *Prolepis hortensis* Malm (1868) identisch ist, also jedenfalls zu der nordischen Formengruppe des *Arion circumscriptus* gehört. Die betreffende wichtige Arbeit Polloneras wird auffallenderweise auch im Literaturverzeichnis vermisst, ebenso wie Collinges vorzügliche Bearbeitung (1892) der britischen Arioniden, in der besonders die *Arion circumscriptus*-Formen eingehend und kritisch erörtert werden.

Ökland gibt für Norwegen zwei, auf äussere Merkmale begründete Varietäten von *Arion circumscriptus* an, eine grössere, helle var. *circumscripta*, mit orangegelber Längsbinde unterhalb der lateralen, dunklen Stammbinde, und eine kleinere, dunkelgraue bis schwärz-

liche var. *nigra*, bei der diese gelbe Zeichnung fehlt. Über die Genitalorgane sagt Ökland zusammenfassend: »My examinations have proved them to be highly variable in several respects.»

Ist aber nun diese Variation eine völlig regellose oder erscheint sie in irgend einer Weise gesetzmässig reguliert? Treten gewisse Merkmale wiederholt zusammen auf und besteht irgend eine Relation zwischen bestimmten Merkmalen der Genitalorgane und den für die Unterscheidung der Varietäten ausschlaggebenden äusseren Merkmalen? Ökland geht auf diese Fragen überhaupt nicht ein. Selbst kam ich schon früh zu der Auffassung, dass die genannte Variation der Genitalorgane wenigstens zum Teil nur scheinbar ist, und dass zweifellos eine Relation zwischen den äusseren Unterscheidungsmerkmalen der Varietäten und bestimmten Merkmalen der Genitalorgane besteht. Jetzt kann ich diese Auffassung auf ein sehr umfangreiches Material stützen, da ich inzwischen mehrere Hunderte von Individuen zerlegt habe.

In den südschwedischen und dänischen Faunengebieten unterscheide ich nach äusseren Merkmalen, hauptsächlich nach der Farbenzeichnung sowie der Grösse, drei Formen von *Arion circumscriptus*. Zwei derselben sind zweifellos mit den obenerwähnten Varietäten Öklands identisch, zwischen ihnen steht indessen eine dritte Form, die von Ökland nicht besonders erwähnt wird, vielleicht aber in seiner var. *nigra* mit einbegriffen ist. Ich betrachte meine drei Formen überdies noch mit den von Collinge (1892, S. 79) für die britischen Inseln angeführten drei »well marked varieties» als identisch, also mit var. *neustriacus* Mab., var. *flavescens* Coll. und var. *griseus* Coll. (mit der wohl eine vierte erwähnte Form, var. *armoricana* Poll., zusammenfällt), jedoch mit einiger Reservation betreffs der erstgenannten Varietät, die im britischen Gebiet stärker braungefärbt zu sein scheint als bei uns. Diese Form verursacht auch sonst bei der Beurteilung gewisse Schwierigkeiten, und kann vermutlich nicht völlig mit den beiden anderen Formen gleichgestellt werden.

Da ich eine Diskussion der Frage, welche Namen für unsere drei Formen zuerst in Betracht kommen, lieber zurückhalte, bis die morphologischen Verhältnisse usw. der Formen behandelt worden sind, benenne ich sie im folgenden vorläufig: die erste (grössere, helle)

Form, die zweite (kleinere, graue) Form und die dritte (kleinere, breit dunkelbebänderte) Form.

Die erste, grössere Form, die eine Länge von nahezu 50 mm erreichen kann, erscheint auf dem Rücken hell graugelblich; das Mittelfeld ist mehr oder weniger deutlich, zumeist aber nur schwach und diffus blaugrau verdunkelt. Den Seiten entlang verläuft eine graue Stammbinde, die oft recht kräftig pigmentiert ist, aber auch nur schwach hervortreten kann; sie wird nach unten und oben scharf abgegrenzt. Unmittelbar nach unten schliesst sich dieser Binde eine etwa ebensobreite zitron- bis dunkelgelbe (seltener rotgelbe) zweite Längsbinde an; zwischen letzterer und dem Sohlenrand sind die Flanken rein weiss(nur vorn, etwa unterhalb des hinteren Drittels des Mantelschildes, macht sich bisweilen eine leichte Äderung von graublauem Pigment bemerkbar). Der graugelbliche Mantelschild zeigt in der Mitte gewöhnlich einen diffusen dunkleren Fleck und trägt beiderseits eine gebogene, graue, scharf abgegrenzte Längsbinde.

Die geschilderte Farbenzeichnung wird durch folgende Elemente hervorgerufen: 1) ein fein netzadrig verteiltes, dunkelgraues Pigment, das sich besonders nahe unterhalb der Hautoberfläche, aber auch etwas tiefer ausbreitet, 2) sehr kleine, gelbe Pigmentflecken von unregelmässigem Umriss, aber nicht stärker verzweigt, die sich in mittlerer Tiefe der Haut befinden, also etwas tiefer als die zuoberst liegenden Netze von dunklem Pigment, 3) noch kleinere, rundliche, kreideweisse, recht nahe unter der Oberfläche liegende Pigmenthaufen, die besonders an den Unterflanken, wo dunkles und gelbes Pigment in der Regel fehlt, für die Zeichnung eine Rolle spielen.

Die Sohle erscheint rein weiss bis rahmfarben; sie zeigt bisweilen eine spärliche, gelbe Punktierung. Auch am Sohlenrand bemerkt man oft einzelne gelbe Punkte, aber kein dunkles Pigment. Der gewöhnlich farblose Körperschleim kann bei etwas stärkerer Reizung des Tieres einen schwach gelblichen Ton erhalten, offenbar durch Beimischung des gelben Pigments.

Sehr vereinzelt habe ich albinotische Individuen der vorliegenden Form gefunden (von Ökland ab. *flava* genannt). Sie zeigen keine Spur von dunklem Pigment, erscheinen aber an der ganzen Oberfläche des Körpers mehr oder weniger intensiv gelb gefärbt. Diese

gelbe Färbung reicht lateral bis an die untere Grenze der gelben Längsbinde der normal gefärbten Form; es ergibt sich hieraus die typische Verteilung des gelben Pigments.

Die zweite, kleinere Form, deren Körperlänge gewöhnlich 40 mm nicht überschreitet, ist vor allem durch die hell stahlgraue bis bläulich dunkelgraue Grundfarbe des Rückens und der Seiten gekennzeichnet. Rücken und Mantelschild erscheinen längs der Mitte nicht gleichmässig verdunkelt, sondern grauschwarz gefleckt oder getüpfelt; die Flecken sind zumeist klein und rundlich, auf dem Mantelschild häufig in geschlängeltem Muster, auf dem Rücken mehr der Länge nach geordnet. Die Mantel- und Stammbinden treten in der Regel dunkelgrau bis fast schwarz deutlich hervor. Die Stammbinden sind oft recht schmal und nach oben schärfer abgegrenzt als nach unten, da die Grundfarbe des Rückens gewöhnlich etwas heller als das Grau der Körperseiten und zugleich oft etwas gelblich getont ist. Die Mantelbinden sind nach unten überhaupt nicht abgegrenzt, sondern gehen in das nur wenig hellere Grau des lateralen Randgebietes des Schildes allmählich über. An den Körperseiten ist das dunkle Pigment stets in den Furchen zwischen den Runzeln am reichlichsten angehäuft, wodurch letztere besonders deutlich hervortreten, breitet sich aber auch über den Runzeln aus. Der Sohlenrand ist gewöhnlich dunkel getüpfelt, die Sohle bläulichweiss. Gelbes Pigment scheint immer vorzukommen, aber spärlicher als bei der vorigen Form; es spielt hier offenbar für die Farbenzeichnung keine grössere Rolle. Der Körperschleim verhält sich wie bei der hellen Form.

Sehr dunkle Individuen der vorliegenden Form, besonders in konserviertem Zustand, ähneln in der Zeichnung nicht wenig *Arion hortensis* Fér. Von dem ganz anderen Verlauf der rechten Mantelbinde (vgl. Ökland 1922, S. 6) abgesehen, hat aber die dunkle Farbe der letzteren Art einen abweichenden, mehr schwarzblauen Ton und der Körperschleim ist dunkelgelb bis rotgelb, auch die Sohle erscheint zumeist rotgelblich.

Die Charakterisierung der *dritten Form* bietet etwas grössere Schwierigkeiten, da sich diese nicht so gut umschreiben lässt, wie die beiden anderen Formen. Hinsichtlich der Grösse stimmt sie mit der zweiten Form überein oder ist noch etwas kleiner. Typisch ge-

zeichnete Individuen sind in erster Linie durch die sehr breiten und sehr dunkelpigmentierten Mantel- und Stammbinden sowie durch eine gleichmässige, ebenfalls starke Pigmentierung des Rücken- und Mantelmittelfeldes ausgezeichnet. Oberhalb der Stammbinden ist zwar beiderseits ein heller Streifen vorhanden, doch erscheinen die Binden in der Regel nach unten am schärfsten abgegrenzt, da die Körperseiten noch etwas heller, wenn auch keineswegs rein weiss sind, und recht stark gegen die dunkle Zeichnung kontrastieren. In den Furchen zwischen den Runzeln kommt stets dunkles Pigment vor, und der Sohlenrand ist oft zerstreut dunkel getüpfelt. Ein reichliches Vorhandensein des kreideweissen Pigments trägt sicher dazu bei, dass die Seiten verhältnismässig so hell erscheinen.

Die dunkle Zeichnung der vorliegenden Form zeigt oft, wenigstens bei lebenden Tieren, einen deutlichen bräunlichen Farbton, der aber nicht ganz der gelb- oder rotbraunen Färbung eines *Arion subfuscus* Drap. entspricht, sondern eher einen Stich ins Schokoladenbraune besitzt. Bei dem mir vorliegenden konservierten Material habe ich gleichwohl kein gelbes Pigment entdecken können. Da aber das gelbe Pigment durch die Konservierung leicht zerstört wird, sind hier weitere Beobachtungen an lebendem oder soeben getötetem Material erforderlich.

Aus der obenstehenden Beschreibung ergibt sich, dass die dritte Form in gewissem Grad eine Mittelstellung zwischen den beiden anderen Formen einnimmt. Typisch gezeichnete Individuen der drei Formen sind trotzdem gewöhnlich leicht auseinander zu halten. Es kommt aber vor, allerdings nur ausnahmsweise, dass man Individuen antrifft, bei denen man zunächst unsicher sein kann, ob sie zu der dritten Form gestellt werden sollen, oder ob sie als ungewöhnlich dunkelpigmentierte Individuen der ersten Form zu deuten sind. Bei der Konservierung stark kontrahierte Tiere erscheinen oft stärker pigmentiert als typisch. Eine anatomische Prüfung muss hier entscheiden.

Um so öfter geschieht es, dass man Individuen findet, die einen Übergang zwischen der zweiten und dritten Form bilden; die Seiten sind dann dunkler pigmentiert und das Rückenmittelfeld zeigt eine Andeutung von Fleckenzeichnung. Anatomisch stimmen solche

Individuen fast immer mit der zweiten Form genau überein. Überhaupt scheint die dritte Form der zweiten näher zu stehen als der ersten. Bevor ich aber diese Frage weiter verfolge, will ich zuerst die anatomischen Verhältnisse der drei Formen behandeln. Ich beschränke mich allerdings dabei hauptsächlich auf eine Prüfung der Merkmale der Genitalendwege, die bekanntlich bei den Arioniden für anatomische Vergleiche die besten Anhaltspunkte bieten.

Die Endwege der Genitalorgane aller drei Formen entsprechen in ihrer Ausgestaltung der in der neuesten Literatur, also bei Ökland (1922, S. 13) und Hesse (1926, S. 65), für *Arion circumscriptus* Johnston gegebenen Definition, nur zeigt das Atrium bei der einen Form in der Regel abweichende Verhältnisse.

Die Prüfung der Genitalorgane einer sehr grossen Anzahl typischer Individuen der grösseren, hellen (also der ersten) und der kleineren, grauen (also der zweiten) Form, ziemlich oft an den gleichen Fundorten gemeinsam eingesammelt, hat nämlich ergeben, dass nur bei der zweiten Form regelmässig ein Atrium gefunden wird, das als bandförmig bezeichnet werden kann, und wenigstens doppelt so lang wie breit ist (Abb. 6, 8, 9). Die erste Form zeigt, wenn überhaupt, nur ganz ausnahmsweise ein entsprechend grosses Atrium; dieses ist zumeist wesentlich kleiner, von der Flachseite gesehen im Umriss oval bis dreieckig, und bisweilen nicht viel länger als an der Basis breit. Die Grösse und Gestalt des Atriums unterliegt allerdings bei allen Formen einer bedeutenden Variation, die sehr wahrscheinlich wenigstens z. T. mit dem Kontraktionszustand, vielleicht aber auch mit dem Funktionszustand desselben zusammenhängt. Wenn also auch bei der zweiten Form Individuen mit verhältnismässig kleinem Atrium vorkommen können (Abb. 7), so zeigt diese doch in der ganz überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Fälle ein wesentlich grösseres Atrium als die erste Form.

Der freie Ovidukt ist bei der zweiten Form kurz und grösstenteils dick, gewöhnlich deutlich abgeplattet, distal mehr oder weniger verschmälert und oft vor der Mitte etwas eingeknickt (Abb. 9), bei der ersten Form dagegen stets beträchtlich schlanker und oft auch viel länger (jedoch wohl in den meisten Fällen nicht ganz so lang wie in den Abb. 1—4).

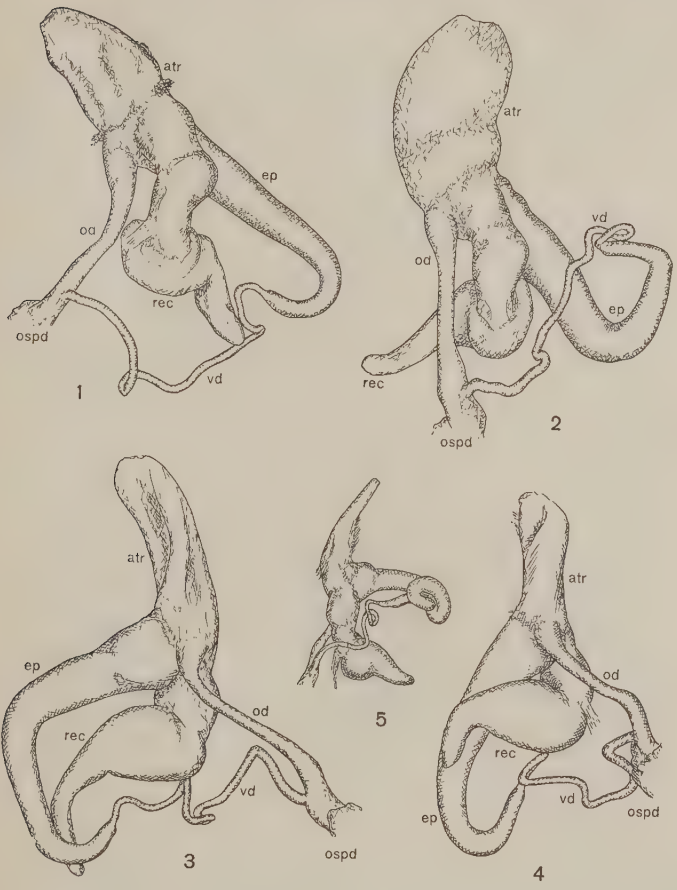


Abb. 1—5. »Die grössere, helle Form» des nordischen *Arion circumscriptus* (= *Arion fasciatus* Nilss. = *A. nilssoni* Poll.) (Abb. 1: Öland, Abb. 2 u. 3: Skåne, Abb. 4: Gegend von Göteborg, Abb. 5: Skåne, unreifes Tier). Endwege des Genitalapparates: *atr* Atrium, *ep* Epiphallus, *od* Ovidukt, *ospd* Ovispermatodukt, *rec* Receptaculum seminis, *vd* Vas deferens. Vergr. ca. 6 : 1.

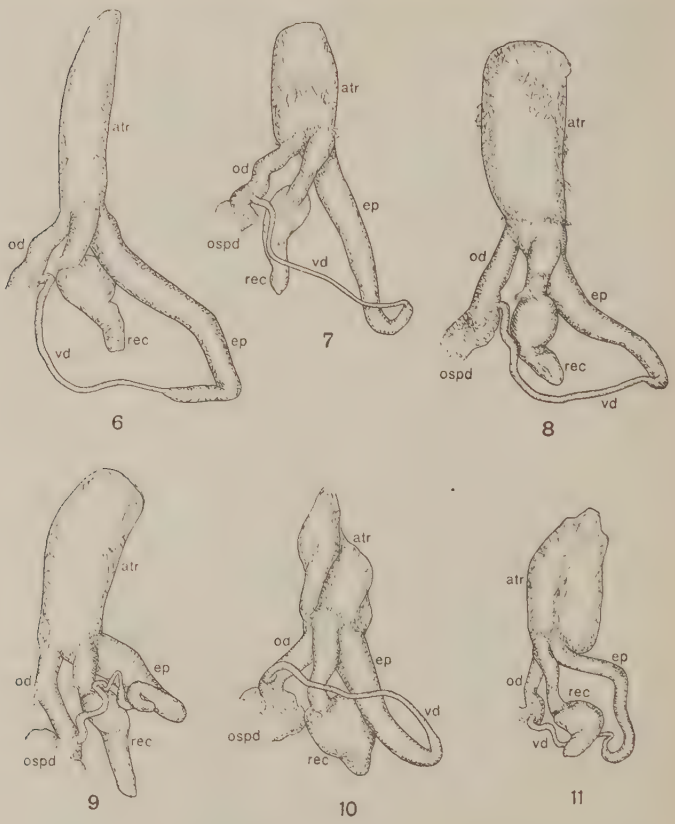


Abb. 6—9. »Die kleinere, graue Form» des nordischen *Arion circumscriptus* (= *Arion circumscriptus* var. *armoricana* Poll.) (Abb. 6—8: Öland, Borgholm, Abb. 9: Skåne, S. Åsum).

Abb. 10 u. 11. »Die dritte Form» des nordischen *Arion circumscriptus* (= *Arion circumscriptus* var. *silvatica* n. var.) (Abb. 10: Skåne, Kullaberg, Abb. 11: Skåne, Borgeby).

Endwege des Genitalapparates: Bezeichnungen wie in Abb. 1—5. Vergr. ca. 6 : 1.

Das Vas deferens ist bei der ersten Form immer deutlich länger als bei der zweiten; der Epiphallus erscheint bei der ersten Form verhältnismässig kräftiger entwickelt und distal zumeist bulbusartig angeschwollen. Der schlankere Epiphallus der zweiten Form ist fast regelmässig an dem mittleren Drittel durch dunkles Pigment fein getüpfelt (vgl. Abb. 14).

Der Stiel des Receptaculums besitzt bei der ersten Form fast immer eine bulbusartige Anschwellung, von der die zweite Form höchstens eine schwache Andeutung zeigt.

Die Zwitterdrüse erscheint bei der ersten Form hell grauviolett, bei der zweiten dunkel violettbraun, und ist bei der ersten gewöhnlich an der Oberfläche des Eingeweideknäuels (in situ) in grösserer Ausdehnung sichtbar.

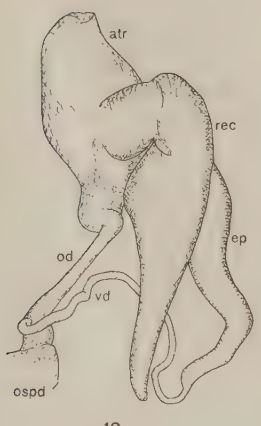
Es kann also über die Genitalendwege zusammenfassend gesagt werden, dass bei der ersten Form die übrigen Teile stärker ins Gewicht fallen als das Atrium, vor allem wegen der bulbusartigen Anschwellung des distalen Abschnittes des Epiphallus und Receptaculumstieles (diese Anschwellungen stehen offenbar in funktioneller Relation zu einander), während bei der zweiten Form das Atrium viel mehr auffällt. Es verdient noch bemerkt zu werden, dass die angegebenen Unterschiede schon bei den unreifen Genitalorganen junger Tiere erkennbar sind und sogar oft sehr deutlich hervortreten (vgl. Abb. 5, die in derselben Vergrösserung wie die Abbildungen der anderen Genitalendwege gezeichnet ist).

Es soll aber keineswegs geleugnet werden, dass alle jetzt besprochenen Einzelabschnitte der Genitalendwege einer gewissen, sogar recht grossen Variation unterworfen sind. Es wurde schon hervorgehoben, dass diese möglicherweise z. T. durch verschiedene Funktionszustände der Organe bedingt sein kann; hinsichtlich der stark wechselnden Gestalt des Receptaculums ist eine solche Erklärung einleuchtend. Fast alle Merkmale der einen Form können zu den entsprechenden der anderen hinneigen, aber zumeist nur einzeln; es ist mir bisher niemals untergekommen, dass ich bei einem im Äusseren typischen Individuum der einen Form typische Genitalorgane der anderen Form gefunden hätte. Bei zwei Formen, deren Genitalorgane einander in allen Hauptzügen so nahe stehen (im Vergleich

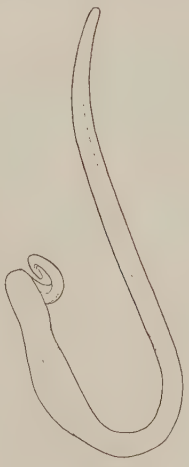
mit denen der übrigen *Arion*-Arten), muss jede konvergente Variation zu einer gewissen Annäherung der einzelnen Merkmale bis zu einem Übergreifen derselben in einander führen.

Ich hatte auch Gelegenheit, die Spermatophoren der beiden Formen vergleichend zu untersuchen und meine auch hier wenigstens subtile Unterschiede festgestellt zu haben. Von der ersten Form stehen mir mehrere, von der zweiten nur eine einzige Spermatophore zur Verfügung (sie wurden alle bei Tieren gefunden, welche von Ende Mai bis Ende Juni gesammelt worden waren); das Resultat muss somit an einem grösseren Material nachgeprüft werden.

Die Spermatophore von *Arion circumscriptus* wurde zuerst von Ökland entdeckt und beschrieben sowie abgebildet (1922, S. 36, Fig. 34). Was aber Ökland hier abbildet, ist keine vollständige Spermatophore, es fehlt etwa ein Drittel derselben, u. zw. der vielleicht am meisten charakteristische Abschnitt. Die vollständige Spermatophore (Abb. 13 u. 15) stellt einen grösstenteils schlanken, zumeist U-förmig gebogenen Tubus dar, der fünf niedrige Längsleisten trägt, von denen eine stärker entwickelt und sägeartig gezähnt erscheint. Der eine Schenkel des Tubus ist länger, endwärts verschmälert und bogig gekrümmt, sonst ziemlich gleichbreit und gerade, schwach abgeplattet. Der andere, kürzere Schenkel hat nahe distal der Biegung eine längliche, durch die Längsleisten kantige Anschwellung, die an der einen Seite eine grössere ovale, an der anderen eine kleine rundliche Vertiefung zeigt. An einem Ende der länglichen Vertiefung befindet sich ein zipfelartiger Auswuchs, mit dem die Spermatophore in einer Querfurche der sonst längsgefalteten Innenwand des Receptaculumstieles verankert wird. Nach der Erweiterung verschmälert sich der Schenkel allmählich wieder und ist endwärts gewöhnlich zu einer Spirale eingerollt, deren Verlauf ziemlich variiert. Dieser Endabschnitt wird entweder im Atrium, vor der Mündung des freien Ovidukts, oder sogar im distalen Teil des letzteren angetroffen (vgl. Abb. 12, sowie eine von Simroth 1901, Taf. II, Fig. 14, gegebene Abbildung). Nachdem die Spermatophore in das Receptaculum gelangt ist, wird sie offenbar sehr schnell aufgelöst, weshalb man sie, wenigstens unbeschädigt, so selten antrifft.



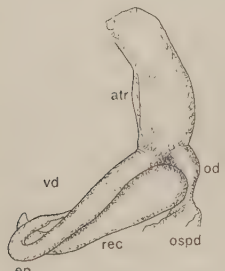
12



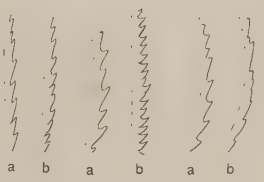
13

15

17



14



16

Abb. 12 u. 13. »Die grössere, helle Form» des nordischen *Arion circumscriptus* (= *A. fasciatus* Nilss. = *A. nilssoni* Poll.) (Öland). Abb. 12. Endwege des Genitalapparates; das Receptaculum durch die Spermatophore stark ausgespannt-verlängert. Bezeichnungen wie in Abb. 1—5. Vergr. ca. 6 : 1. Abb. 13. Spermatophore. Vergr. ca. 8 : 1.

Abb. 14 u. 15. »Die kleinere, graue Form» des nordischen *Arion circumscriptus* (= *A. circumscriptus* var. *armoricana* Poll.) (Göteborg). Abb. 14. Endwege des Genitalapparates; das Receptaculum durch die Spermatophore stark ausgespannt-verlängert. Bezeichnungen wie in Abb. 1—5. Vergr. ca. 6 : 1. Abb. 15. Spermatophore. Vergr. ca. 8 : 1.

Abb. 16. Verschiedene Abschnitte der gezähnten Leiste der Sperma-

Bei der zweiten Form scheint die Spermatophore schlanker zu sein als bei der ersten, und der längere Schenkel zugleich merkbar schwächer abgeplattet. Die stärker entwickelte Längsleiste zeigt bei der zweiten Form verhältnismässig grössere und regelmässiger geformte Zähne (Abb. 16).

Auch die Radulazähne, welche ebenfalls geprüft wurden, scheinen zwar geringfügige, aber in den bisher untersuchten Fällen eindeutige Unterschiede aufzuweisen. Bei der ersten Form sind die Seitenspitzen des Mittelzahnes etwas niedriger und ein wenig mehr nach aussen, bei der zweiten Form dagegen schlanker und mehr endwärts gerichtet; diese Unterschiede treten am besten hervor, wenn man die beiden Zähne mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates auf demselben Papier und evtl. in verschiedenen Farben übereinander zeichnet (Abb. 17). Ökland hat zwei etwas verschieden gestaltete Mittelzähne von *Arion circumscriptus* abgebildet (als Beispiel der Variation derselben); vermutlich bezieht sich Fig. 24 auf die erste und Fig. 25 auf die zweite Form.

Es kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die grössere, helle und die kleinere, graue Form des nordischen *Arion circumscriptus* sowohl im Äusseren als auch hinsichtlich des Genitalapparates deutliche und greifbare Unterschiede zeigen, aber auch mit Bezug auf die Spermatophoren und die Radulazähne scheinen solche vorhanden zu sein, was jedoch an der Hand eines grösseren Materials nachgeprüft werden muss. Die vergleichende Untersuchung der dritten Form hat dagegen zu keiner entsprechenden Klarheit geführt. Es wurden schon die Anzeichen einer gewissen Mittelstellung der dritten Form kurz erwähnt. Nach verschiedenen anatomischen Befunden, u. zw. bei einer Reihe ganz typischer Tiere, müssen wir jedoch vorläufig auch mit der Möglichkeit rechnen, dass es eine mehr selbständige dritte Form gibt. Diese Tiere zeigen einige gemeinsame Merkmale der Genitalendwege, die in ganz derselben Ausgestaltung und Gruppierung bei den anderen Formen typisch nicht vorkommen; eine wesentlich

tophore, *a* von *A. circumscriptus* var. *armoricana* Poll. *b* von *Arion nilssoni* Poll., Vergr. ca. 35 : 1.

Abb. 17. Mittelzahn der Radula, _____ von *Arion nilssoni* Poll. ,....., von *A. circumscriptus* var. *armoricana* Poll.

stärkere Annäherung an die zweite als an die erste Form ist allerdings auch hier unverkennbar.

Das mittelgrosse Atrium erscheint breit oval, der freie Ovidukt zumeist kurz und dick, aber weniger deutlich abgeplattet, das Vas deferens mässig lang, der Epiphallus oft auffallend schlank. Als am meisten charakteristisches Merkmal wäre jedoch der lange und schlanke Receptaculumstiel anzuführen. Ein ähnlicher Receptaculumstiel wurde jedoch auch bei typischen Individuen der zweiten Form (u. zw. hauptsächlich als evtl. lokale Erscheinung bei einer Anzahl Individuen aus der Gegend von Göteborg) angetroffen.

Die Spermatophore ist bei zwei typischen Individuen der dritten Form gefunden worden; sie stimmt weder ganz mit der der ersten noch mit der der zweiten Form überein. Der distale Endteil des kürzeren Schenkels ist anders geformt (z. T. ziemlich breit abgeplattet und vor dem Ende winklig umgebogen), die Zahnleiste auffallend kräftig und verhältnismässig grob gezähnelt. Auch hier sind aber weitere Beobachtungen an Hand eines reicheren Materials erforderlich.

Bei der Beurteilung der dritten Form mit Bezug auf ihre Stellung im Verhältnis zu den beiden anderen, gut getrennten Formen müssen wir theoretisch mit drei Möglichkeiten rechnen: 1) dass sie aus Standortsmodifikationen der beiden anderen Formen gebildet ist, oder 2) dass sie sich aus genetischen, durch Kreuzungen entstandenen Zwischenformen der ersten und zweiten Form zusammensetzt, oder 3) dass sich wenigstens ein Kern einer eigenen Form vorfindet, die jedenfalls eine Zwischenstellung einnimmt und deren anatomische Merkmale daher von denen der beiden anderen Formen, besonders aber von denen der zweiten Form, schwer zu isolieren sind.

Die anatomischen Befunde geben, wie schon aus dem oben Angeführten erhellt, vorläufig für die Beurteilung keine sicheren Anhaltspunkte. Die zweite Möglichkeit erscheint jedoch unter allen Umständen wenig wahrscheinlich. Die Überführung der grossen Spermatophore der ersten Form in das Receptaculum der zweiten Form lässt sich nur schwer denken; die Überführung einer Spermatophore in entgegengesetzter Richtung wäre zwar leichter denkbar, ob aber dieser dabei die richtige Orientierung usw. erhalten würde, bleibt unge-

wiss. Das ökologische Auftreten der dritten Form schliesslich könnte sowohl für die erste als auch für die dritte Deutungsmöglichkeit sprechen, dagegen nicht für die zweite.

Schon früh hat sich der Gedanke geltend gemacht, dass die verschieden gezeichneten Formen des *Arion circumscriptus* als verschiedene Standortsmodifikationen zu deuten sind. Simroth glaubte bei der Art (bzw. Formengruppe) für seine Lieblingstheorie über den Einfluss der Wärme bzw. Kälte auf die Färbung der Nacktschnecken (die seither in manchen anderen Fällen bestätigt worden ist; vgl. z. B. Künkel 1926) ein gutes Beispiel gefunden zu haben. Er unterscheidet (1885, S. 288) eine dunklere Wald- und eine hellere Gartenform, sowie, als Parallele, dunklere Winter- und hellere Sommertiere. Seine Gegenüberstellung der dunkleren Waldform und der Wintertiere der helleren Gartenform ist insoweit richtig, als die im Spätherbst und Winter eingesammelten Individuen der letzteren Form (die mit meiner ersten Form identisch ist) in der Regel etwas stärker pigmentiert erscheinen als erwachsene Sommertiere; er verwechselt aber bei der fortgesetzten Erörterung ohne Zweifel zwei getrennte Erscheinungen: die erwähnte »Kältepigmentierung» der helleren Form und das Vorhandensein einer, evtl. mehrerer selbständiger dunklerer Formen. Simroth dürfte selbst das Gefühl gehabt haben, dass bei seiner Theorie nicht alles stimmte, da er bemerkt: »Es gelingt, die dunklen Tiere des Waldes und Winters im Glas durch Wärme heller zu färben, doch wollte mir's nicht glücken, das Gelb hervorzurufen.»

Ich habe selbst einen entsprechenden Versuch gemacht, indem ich einen Winter hindurch bei gewöhnlicher Zimmerwärme einige Tiere der helleren sowie der grauen Form, die im Herbst noch unreif gemeinsam gesammelt worden waren, bis zur Geschlechtsreife aufzog; beide Formen wurden allmählich deutlich heller, die graue Form silbergrau, aber unter Beibehaltung der typischen Zeichnung. Bei der nachfolgenden Zerlegung zeigten die Tiere die typischen Merkmale der Genitalendwege der ersten bzw. der zweiten Form.

Über das ökologische Vorkommen der drei Formen steht mir ein ziemlich umfangsreiches Beobachtungsmaterial zur Verfügung, aber auch in dieser Beziehung sind weitere Untersuchungen erwünscht.

Die erste Form zieht entschieden wärmere und verhältnismässig trocknere Biotopen vor und gedeiht besonders in nicht zu schattigen Laubwäldern und Hainen mit *Corylus*, *Crataegus*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Carpinus* usw., auf nicht-saurem und gern etwas lehmigem Boden mit (im Sommer) spärlicher Laubdecke, aber dafür mit um so mehr abgefallenen Zweigen, vermoderndem Holz usw., sowie einer leidlich guten Moos- oder Kräuterbewachsung. Kalkreichen Boden scheint sie wohl nicht direkt zu verlangen, doch begünstigt ein solcher zweifellos die Entstehung der geeignetsten Biotopen. Diese Form ist z. B. in den *Corylus*-Hainen und auf den etwas trockeneren Laubwiesen Gotlands, sowie in den entsprechenden Biotopen Ölands gemein, und für die zahlreichen Haine und Haintälchen Bornholms besonders charakteristisch. In den Buchenwäldern scheint sie sich dagegen nicht ganz wohl zu fühlen; so traf ich sie z. B. in Ostjylland, wo die Buchenwälder eine grosse Rolle spielen, in natürlichen Biotopen etwas spärlicher an. In Gärten, Parken, auf Friedhöfen usw. ist sie die gemeinste, oft sehr zahlreich auftretende Form, und wird an solchen Biotopen fast überall in Südschweden und Dänemark angetroffen. Man findet sie auch sonst oft in offenerem Gelände an Kulturbiotopen verschiedener Art, z. B. unter Steinen, alten Brettern, Holzstücken usw. auf Ackerrainen, in trockenen Strassengräben, auf unbebauten Grundstücken etc.

Die zweite Form wird mancherorts mit der vorigen zusammen angetroffen, ist aber fast immer merkbar seltener und scheint auch eine etwas geringere Verbreitung zu besitzen. Sie kommt ebenfalls oft in Gärten, auf Friedhöfen und an anderen Kulturbiotopen vor, und wird hier bisweilen ungewöhnlich gross, sowie heller gefärbt als typisch. Man findet sie aber auch an schattigeren und etwas feuchteren Biotopen als die erste Form, z. B. in schattigen Bachtälern, in bergigem Laubwald sowie am Fuss von Bergstürzen und Felsen usw.; sie zeigt in dieser Hinsicht eine Annäherung an die dritte Form.

Die erste Form ist wohl ziemlich sicher wenigstens im südlichsten Schweden, vermutlich aber im ganzen Gebiet der frühererwähnten natürlichen Biotopen ursprünglich, und hatte vielleicht dementsprechend sogar in der postglazialen Wärmezeit eine noch etwas grössere und zusammenhängendere natürliche Verbreitung als heutzu-

tage. Später wurde ihre Verbreitung doch zweifellos durch die Kultur noch wesentlich begünstigt und manche Vorkommen der Jetztzeit sind vermutlich auf Kulturverschleppung zurückzuführen oder beziehen sich auf erst durch die Kultur entstandene Biotopen. Die zweite Form zeigt ein wenigstens ebenso »synanthropes» Gepräge wie die erste, und wenn wir auch an ihre Stellung als ursprüngliches Mitglied der nordischen Fauna wohl nicht zweifeln können, verdankt sie sicher der Entstehung von Kulturbiotopen sowie direkter Kulturverschleppung einen nicht unwesentlichen Teil ihrer heutigen Verbreitung.

Die dritte Form trägt, wenigstens scheinbar, deutlicher das Gepräge eines ursprünglichen Mitgliedes unserer Fauna; es muss aber hier nochmals an die Möglichkeit verschiedener Deutungen der Form erinnert werden. Sie gehört dem etwas schattigeren und feuchteren Wald, mit laubreicherem, bisweilen saurem Boden an, und wird noch in schattigeren Bachtälern und Schluchten, am Rand von Erlenbrüchen, an beschatteten, blockreichen Bergabhängen usw. gefunden, aber auch in schattigeren Hainen und sogar Parken, wo die Laubdecke des Bodens reichlicher ist. Sie gedeiht weiters noch in Moorwäldern von *Betula*, *Alnus*, *Salix* usw., die wenigstens von der ersten Form gemieden werden, sowie auf Wiesen unter *Salix*-Gebüschen. Dieses charakteristische Auftreten der Form könnte zwar sehr wohl für ihre Deutung als Standortsmodifikation in Anspruch genommen werden, scheint aber ebensoviel für ihre Auffassung als selbständige Form zu sprechen. Dazu kommt, dass sie, wenn auch ausnahmsweise, mit den anderen Formen zusammen angetroffen worden ist, zumeist an Biotopen von Übergangscharakter, aber bisweilen sogar in Gärten und auf Friedhöfen.

Schliesslich bleibt noch die Namensfrage zu erörten. Erst Simroth (1885) grenzte unsere Formengruppe als Art klar ab und fixierte für dieselbe den Namen *Arion bourguignati* Mabille, der aber in neuerer Zeit dem älteren Namen *Arion circumscriptus* Johnston weichen musste. Collinge (1892), der die hierhergehörigen Nomenklaturfragen besonders ausführlich durchprüfte, trat für den noch älteren Namen *Arion fasciatus* Nilsson ein, doch sind ihm die späteren Verfasser diesbezüglich nicht gefolgt. Collinge betont noch,

dass die früheren Systematiker bei der Behandlung der Gruppe offenbar eine allzu grosse Bedeutung darauf legten, ob die Tiere die Andeutung eines Rückenkieles besassen oder nicht; der systematische Wert dieses Merkmales ist nur ein geringer. Junge Tiere zeigen fast immer einen solchen Rückenkiel, der dadurch entsteht, dass die Mittelreihe der Rückenrunzeln etwas erhabener und zugleich heller als die benachbarten Runzelreihen ist; bei älteren Tieren wird diese Kiellinie zumeist weniger deutlich oder sie verschwindet ganz; ihre Sichtbarkeit hängt wohl auch von dem Kontraktionszustand des Tieres sowie von der Pigmentierung des Rückens ab.

Pollonera hat mehrere *Arion*-Arten beschrieben, die, nach den beigegebenen Abbildungen der Genitalorgane zu urteilen, zu unserer Gruppe gehören, aber teilweise dem *Arion hortensis* Fér. angereiht wurden, u. zw. wegen des Fehlens einer deutlichen Kiellinie. Unter den Arten Polloneras interessieren uns im vorliegenden Zusammenhang zunächst: *Arion Nilssoni* Poll., *A. Bourguignati* Mab. und *A. ambiguus* Poll., mit der Varietät *armoricana* Poll. Die beiden letztgenannten Arten betrachtete Collinge als identisch und brachte sie unter seinen *Arion fasciatus* Nilss., dem er auch noch *Arion circumscriptus* Johnst. als Synonym hinzufügt. Ich vermute jedoch, nebenbei gesagt, dass *Arion ambiguus* wenigstens z. T. eine eigene alpine Form repräsentiert. *Arion ambiguus* var. *armoricana* Poll. aus Nordfrankreich ist dagegen sehr wahrscheinlich mit meiner zweiten Form sowie mit *Arion fasciatus* var. *griseus* Coll. identisch (»Dorso et clypeo medio griseo-maculatus, utrinque griseo-zonatus; lateribus pallide cinereus»). Pollonera gibt von seinem *Arion Bourguignati* (1887, Tav. III, Fig. 24) und *A. ambiguus* (1889, Tav. IX, Fig. 19, 21) gute Abbildungen der Genitalorgane, die teils untereinander genau übereinstimmen (Pollonera sagt auch selbst, 1890, S. 23, dass die Genitalorgane des *A. ambiguus* »presque identique à celui de l'*Bourguignati*» sind), teils bezeugen, dass diese Formen mit meiner zweiten und evtl. auch dritten Form nahe verwandt sind bzw. zusammenfallen.

Der auf schwedische Tiere begründete *Arion Nilssoni* Poll. soll vor allem durch anatomische Merkmale gut charakterisiert sein und wird mit *Prolepis hortensis* Malm als identisch bezeichnet. Nach der

von Pollonera (1887, Tav. III, Fig. 31) beigefügten guten Zeichnung der Genitalendwege fällt seine Art mit meiner ersten Form zusammen. Auch Malms Art erweist sich, nach der von Malm (1868, S. 49, Pl. 2, Fig. 5) gegebenen, ausführlichen Beschreibung ihrer äusseren Merkmale, als mit meiner ersten Form identisch. Schon Pollonera trennt somit die grössere, helle Form des nordischen *Arion circumscriptus* von seinen *Arion Bourguignati* und *A. ambiguus* klar ab, die, wie bereits erwähnt, mit den kleineren, dunkelgezeichneten Formen des nordischen *A. circumscriptus* als nahe verwandt bzw. zusammenfallend angesehen werden müssen.

Ökland betrachtete die grössere, helle Form als die Hauptform des *Arion circumscriptus*, da sie in Norwegen die gemeinste ist, und nennt sie dementsprechend var. *circumscripta*. Für diese Namensfrage sollten aber nicht die in Norwegen, sondern die im britischen Gebiet, der »terra typica» der Art, vorhandenen Verhältnisse massgebend sein. Im letzteren Gebiet scheint jedenfalls die grössere, helle Form, auf welche sich die var. *flavescens* Coll. höchstwahrscheinlich bezieht, nicht die gemeinste zu sein; ausserdem spricht die von Johnston gegebene Diagnose seiner *Limax circumscriptus* dagegen, dass ihm diese Form vorgelegen hat: »Corps noir grisâtre, tacheté, avec une bande noir autour de l'écussion et du corps», sowie in der ausführlicheren Beschreibung: »Corps noir grisâtre, marbré, les côtés gris bleuâtres» (zitiert nach Pollonera 1890, S. 29).

Es ist mir unklar geblieben, warum die neueren Verfasser den von Collinge wiedereingeführten Namen *Arion fasciatus* Nilss. nicht akzeptieren wollen, und noch unbegreiflicher erscheint es, wenn Ökland und Hesse *Arion fasciatus* Nilsson var. *γ* nur mit einem »?» anführen. Wer sich die Mühe macht, die von Nilsson (1822, S. 3) gegebene Beschreibung durchzulesen, braucht nicht mehr im Zweifel darüber zu sein, welche Nacktschneckenart Nilsson mit seinem *Limax fasciatus* wenigstens in erster Linie gemeint hat. In der Beschreibung wird u. a. hervorgehoben: »Apertura lateralis *sub* fascia lateris dextri», eines der wichtigsten äusseren Merkmale des *Arion circumscriptus* den übrigen *Arion*-Arten gegenüber, sowie: »Dorsum teres, linea longitudinali media, pallida, subelevata, animale contracto & quieto tantum conspicua. Haec linea quae, animale

incedente, plane evanescit, . . .», was ebenfalls nur auf *Arion circumscriptus* Bezug haben kann.

Zwar umfasst Nilssons Art auch *Arion subfuscus* Drap. (var. ε -η), der von Nilsson selbst als fragliches Synonym angeführt wird, doch bezieht sich das übrige, nämlich die var. α -δ, ohne jeden Zweifel auf den damals noch unbenannten *Arion circumscriptus* der neueren Verfasser. Höchstens könnte evtl. die var. δ (»caeruleus, clypeo griseo, fasciis lateralibus nigris») für *Arion hortensis* Fér., der ebenfalls »in hortis ad Lund frequens» vorkommt, in Anspruch genommen werden; die kurze Charakteristik passt aber ebensogut auf meine zweite Form des *Arion circumscriptus*, die in den lundensischen Gärten auch nicht selten ist.

Das Ergebnis der im vorstehenden unternommenen vergleichenden Prüfung der nordischen Formen des *Arion circumscriptus* scheint durchaus zu motivieren, dass wir zunächst, Pollonera folgend, die grössere, helle Form von den übrigen Formen abtrennen. Wir können aber dabei nicht mit Ökland diese Form als Hauptform des britischen *Arion circumscriptus* Johnst. betrachten (vgl. oben), was indessen hinsichtlich des südschwedischen *Arion fasciatus* Nilss. auf keine Hindernisse stösst. Je nachdem wir aus anderen Gründen den Namen *Arion fasciatus* Nilsson als an und für sich brauchbar annehmen wollen oder nicht (wie viele ältere, jetzt allgemein benutzte Namen bezeichneten aber nicht ursprünglich Kollektivarten?), erhalten wir für die grössere, helle Form entweder den Namen *Arion fasciatus fasciatus* Nilsson 1822 oder *Arion circumscriptus nilssoni* Pollonera 1887, bzw. als Artnamen: *A. fasciatus* Nilss. oder *A. nilssoni* Poll. Unter den Synonymen sind in erster Linie hervorzuheben: die Gartenform des *Arion bourguignati* bei Simroth 1885, *Arion Nilssoni* Pollonera 1887, *Arion fasciatus* var. *flavescens* Collinger 1892 und *Arion circumscriptus* var. *circumscripta* Ökland 1922.

Was die übrigen, also die kleineren, dunkleren Formen des nordischen *Arion circumscriptus* anbelangt, so ziehe ich vorläufig vor, dieselben gemeinsam als eine Unterart bzw. Art zu betrachten, für die der Name *Arion circumscriptus* Johnston dann mehr am Platz sein würde. Sie wäre entweder als *Arion fasciatus circumscriptus*

Johnston 1828, oder als *Arion circumscriptus circumscriptus* Johnston bzw. als *Arion circumscriptus* Johnston zu bezeichnen.

Aus praktischen Gründen, u. zw. um die schwerfällige Trinomenklatur, zumal mit beigefügten Varietätennamen, zu vermeiden, würde es sich vielleicht empfehlen, die grössere, helle Form und die übrigen Formen als getrennte Arten zu behandeln, obwohl ich sie sonst lieber nur als Unterarten betrachten wollte, da sie immerhin nahe zusammengehören.

Unter allem Umständen wäre es erwünscht, dass in künftigen faunistischen Arbeiten die verschiedenen Formen soweit wie möglich auseinandergehalten und getrennt erwähnt werden. Die Frage, wie meine zweite und dritte Form dabei zu benennen sind, bietet einige Schwierigkeiten. Da Johnston seine Art als »tacheté» bezeichnet, würden als Hauptform des *Arion circumscriptus* zunächst die Varietäten *armoricana* Poll. und *grisea* Coll., die aber vermutlich sowohl untereinander als auch mit meiner zweiten Form identisch sind, in Betracht kommen. Was als Hauptform des *A. circumscriptus* anzusehen ist, sollte vielleicht jedoch vorläufig lieber dahingestellt bleiben; es müssen hier die britischen Malakologen eine Entscheidung treffen. Es empfiehlt sich, meine zweite Form bis auf weiteres als var. *armoricana* Poll. zu bezeichnen. Der Name var. *nigra* Ökland, der sich wohl ebenfalls in der Hauptsache auf meine zweite Form bezieht, könnte für die sehr dunkelpigmentierten, evtl. als eine klimatisch bedingte Lokalform zu deutenden Tiere Westskandinaviens reserviert werden.

Meiner dritten Form steht wohl die var. *neustriaca* Mab. am nächsten, es wäre jedoch vielleicht angebrachter, diesen Namen nur für stärker braungefärbte Tiere zu verwenden (»griseo-rubescens, fasciis brunneis»), welche bei uns kaum vorkommen. Es scheint sich aber vorläufig nicht zu lohnen, in diese Frage weiter einzudringen. Wir wissen bei solchen älteren Namen zumeist nicht, ob die betr. Formen nur als Farbenformen aufzufassen sind, oder ob sie auch anatomische Besonderheiten aufweisen. Gerade hier müssen die zukünftigen Untersuchungen der europäischen Formen der *Arion circumscriptus*-Gruppe einsetzen. Um eine weitere Verwirrung zu verhindern, wäre es somit sicher besser, meine dritte Form provisorisch mit einem

neuen Namen zu belegen, und ich schlage daher für diese die Bezeichnung var. *silvatica* vor.

Obwohl die im vorstehenden behandelten Fragen teilweise nur unvollständig oder überhaupt nicht aufgeklärt werden konnten, hoffe ich jedoch durch meine Erörterung eine richtigere Auffassung der *Arion circumscriptus*-Formen angebahnt sowie eine Anregung zu fortgesetzten Untersuchungen gegeben zu haben. Die von Simroth vor 50 Jahren begründete, jetzt noch allgemein herrschende und zuletzt von Ökland und Hesse[1]) vertretene Auffassung kann ich nicht teilen. Ich halte den von Pollonera seinerzeit eingeschlagenen Weg für richtiger.

Auf rein theoretische, von eingebürgerten älteren systematischen Gesichtspunkten unbeeinflusste Überlegungen hin, liegt es nahe, den Formenreichtum der einzelnen *Arion*-Arten (insoweit die Formen nicht reine Standortsmodifikationen repräsentieren, wie verschiedene, experimentell geprüfte Farbenvarietäten) mit der quartärgeologischen Geschichte Europas in Zusammenhang zu bringen. Durch den wiederholten Wechsel von Eiszeiten und Interglazialzeiten wurde die Tierwelt starken Veränderungen der Lebensbedingungen sowie zeitweisen lokalen Isolierungen ausgesetzt, dann folgte die nacheiszeitliche Mischung. Es wird sicher eine schwere und wohl teilweise unlösliche Aufgabe sein, hier vollständige Klarheit zu schaffen, es ist aber deshalb kein Grund vorhanden davor zurückzuschrecken und sich mit einer den tatsächlichen natürlichen Verhältnissen offenbar nicht entsprechenden systematischen Betrachtungsweise zufrieden zu geben.

Göteborg, Naturhistorisches Museum, im November 1936.

[1]) Hesse, dessen übersichtliche Arbeit eine vortreffliche Grundlage für fortgesetzte Untersuchungen bildet, weist jedoch wiederholt auf die vielen noch ungelösten systematischen Fragen der europäischen Nacktschneckenfauna, nicht am wenigsten mit Bezug auf die Arioniden, hin.

Literatur.

(Nur direkt zitierte Arbeiten werden hier aufgenommen; im übrigen sei auf die von Ökland gegebenen Literaturverzeichnisse hingewiesen.)

Collinge, W. E. (1892): A Review of the *Arionidae* of the British Isles. — *The Conchologist.* Vol. II. No. 3.

—»— (1897): On some European Slugs of the Genus *Arion*. — *Proc. Zoolog. Soc. of London.* No. XXX.

Hesse, P. (1926): Die Nacktschnecken der palaearktischen Region. — *Abhandl. d. Archiv f. Molluskenkunde.* Bd. II. Heft 1.

Künkel, K. (1916): Zur Biologie der Lungenschnecken. — Heidelberg.

Lohmander, H. (1923): Göteborgstraktens Landmollusker. — *Göteborgstraktens Natur.* Göteborg.

Luther, A. (1915): Zuchtversuche an Ackerschnecken. — *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica.* Vol. 40. N:o 2.

Malm, A. W. (1868): Skandinaviska Land-Sniglar, *Limacina*. — *Göteborgs Kongl. Vet.- och Vitt. Samh. Handl.* Ny Tidsföljd. Vol. 10.

Nilsson, S. (1822): Historia Molluscorum Sveciae. — Lundae.

Pollonera, C. (1887): Specie nuove o mal conosciute di *Arion* europei. — *Atti R. Accad. d. Scienze d. Torino.* Vol. 22. D. 5.

—»— (1889): Nuove contribuzioni allo studio degli *Arion* europei. — *Atti R. Accad. d. Scienze d. Torino.* Vol. 24. D. 13.

—» — (1890): Recensement des *Arionidae* de la Région Paléarctique. — *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. R. Univ. di Torino.* Vol. 5.

Simroth, H. (1885): Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. — *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie.* Bd. 42.

—»— (1901): Die Nacktschneckenfauna des Russischen Reiches. — St. Petersburg.

Steenberg, C. M. (1911): Blöddyr I. Landsnegle. — *Danmarks Fauna.* Vol. 10.

Ökland, F. (1922): Arionidae of Norway. — *Videnskapsselskapets skrifter. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1922. No. 5.

—»— (1926): Die Verbreitung der Landgastropoden Norwegens. — *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1925. No. 8.

Zwei bemerkenswerte induzierte Embryonen (ein sehr vollständiger und ein zweiköpfiger) bei Triton.

Von

Gunnar Ekman.

Mit 17 Textabbildungen.

INHALT.

S.
1. Einleitung 113
2. Ein sehr vollständig ausgebildeter sekundärer Embryo 114
3. Ein zweiköpfiger sekundärer Embryo 121
4. Zusammenfassung 127
5. Literaturverzeichnis 127

1. EINLEITUNG.

Ein Vergleich der überaus zahlreichen, durch Induktion gewonnenen sekundären Embryonen bei den Amphibien zeigt, dass ihr Bau sehr variabel ist. Durch systematische Massenversuche ist es allmählich gelungen (Spemann, O. Mangold, Bautzmann, Lehmann, Holtfreter, Meyer, Töndury, Ekman u. a.) klarzulegen, worauf dies beruht. Doch kennen wir hier zunächst nur die Hauptzüge der Determinationsprozesse, im Einzelnen aber bestehen noch viele ungelöste Probleme, und neue Formen der Induktion sind noch zu erwarten.

Folgende zwei, aus dem im Frühjahr 1936 gewonnenen Material ausgewählte Fälle scheinen mir so viel Neues darzubieten, dass sie einer Separatveröffentlichung wert sind.

Betreffs Material und Methode muss ich hier auf eine jüngst erschienene Arbeit (Ekman 1936) verweisen.

Den Herren Magistern S. Toivonen, E. Halme und L. Toivari bin ich für technische Hilfe dankbar.

2. EIN SEHR VOLLSTÄNDIG AUSGEBILDETER SEKUNDÄRER EMBRYO.

Nr. 53, 1936 (*Triton taeniatus*). Operiert im Stadium der beginnenden Gastrulation. Der mediane Teil der dorsalen Urmundlippe wurde in die Gegend der ventralen Lippe transplantiert, Abb. 1 a. Das grosse Transplantat heilte gut ein und war einen Tag später wegen seiner dunkleren Pigmentierung noch gut sichtbar, obgleich

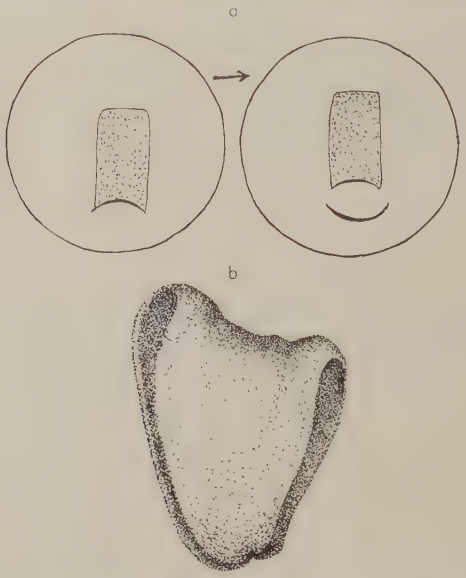


Abb. 1. (Nr. 53, 1936). *a* Schema über die Operation. *b* Der Keim 48 St. nach der Operation. Rechts im Bilde die ventralgelegene sekundäre Medullarrinne.

es sich schon etwas eingestülpt hatte. Es lag dicht neben dem primären Urmunde. 48 St. nach der Operation war eine sekundäre Medullarrinne gut ausgebildet und lag genau in der ventralen Mittellinie des Wirtes, sich bis zum primären Urmunde erstreckend, Abb. 1 b. Es bildete sich dann ein sekundärer Embryo, dessen Kopf anfangs fast parallel mit dem primären lag. 5 Tage nach der Operation waren beide Embryonen beweglich, und etwa zu dieser Zeit drehte sich der sekundäre Kopf so, dass er später beinahe im rechten Winkel zur primären Längsachse stand, Abb. 2.

Am 6. Tage wurden die Bewegungen des sekundären Herzens sichtbar; das pulsierende primäre Organ konnte schon etwas früher beobachtet werden. Die Zählung ergab beim primären Herzen 44 und beim sekundären 38 Schläge pro

Abb. 2. Derselbe Keim 9 Tage nach der Operation. Der sekundäre Embryo hat einen kurzen Schwanz und einen defekten Rückensaum. Vergr. × 15.

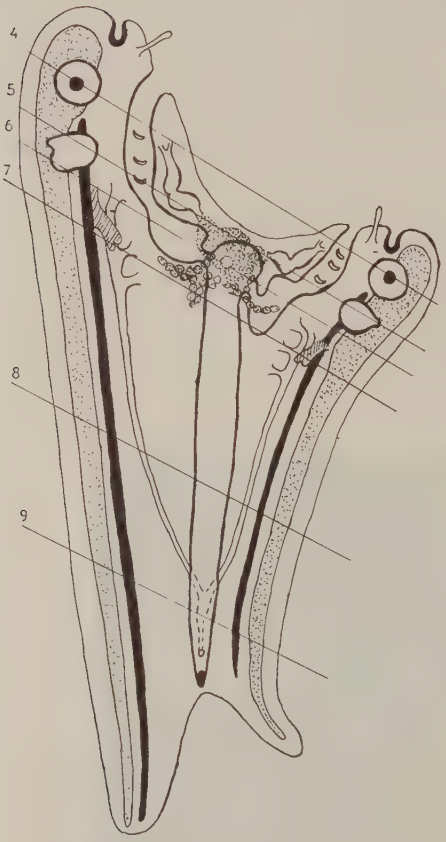


Abb. 3. Derselbe Keim. Schematische Rekonstruktion der beiden Embryonen. Nervensystem, Sinnesorgane, Chorda, Herz, Mund, Kiemendarm, Darmkanal, Leber, Pancreas, Nieren und Extremitäten berücksichtigt. *4—9* die Lage der entsprechenden Abbildungen der Querschnitte.

Minute. Am folgenden Tage betrugen sie 40 resp. 37, noch einen Tag später 48 und 46 und bei der letzten Zählung 10 Tage nach der Operation 48 und 48. Es kam also auch hier dieselbe Erscheinung zum Vorschein wie bei allen früher beobachteten Tieren mit Doppelherzen (Ekman, Stöhr, Copenhaver), dass diese immer in verschiedenem Tempo schlagen.

Die Form der beiden Herzen konnte am lebenden Tier gut gesehen werden und war bei beiden normal. Das sekundäre Herz erreichte aber nicht dieselbe Grösse wie das primäre, und eine Circulation in den sekundären Kiemen blieb aus. Dagegen funktionierte das primäre Herz normal.

Der sekundäre Embryo erhielt beiderseits äusserlich sichtbare Augen mit Linsen und ebenso Nasengruben. Ein Balancer entstand nur rechts, Kiemen aber beiderseits, und zwar links nur zwei Reihen, rechts dagegen drei wie in normalen

Fällen. Die sekundären Vorderextremitäten entwickelten sich fast ebenso gut wie die primären.

Der sekundäre Embryo, der einen eigenen, etwas gekrümmten Schwanz hatte, war kleiner als der primäre und sein dorsaler Flossensaum oral mangelhaft ausgebildet, Abb. 2. Die Pigmentierung dagegen war hauptsächlich typisch, nur stiessen die beiderseitigen dorsalen Pigmentbänder teilweise zusammen, was mit der mangelhaften Ausbildung des Rückensaumes in Verbindung stand. Sonst waren sogar alle Einzelheiten der Pigmentierung normal.

Es war schon äusserlich zu sehen, dass die Leber gemeinsam war, wenn auch eine Einschnürung das kleinere sekundäre Organ von dem grösseren primären trennte. Der Darm war gemeinsam, und der After lag auf der rechten primären Seite, Abb. 3. Das Tier wurde 13 Tage nach der Operation fixiert.

Die Schnittuntersuchung bestätigt in allen Teilen die äusserlich gemachten Beobachtungen, Abb. 4—9. Die sekundären Organe sind zwar durchgehend etwas kleiner als die primären, aber sonst sehr typisch ausgebildet. Auch der primäre Embryo ist durchaus harmonisch gebaut, was nicht immer der Fall ist, wenn ein grosser sekundärer Embryo vorliegt. Beim sekundären Embryo sind u. a. Nase, Auge, Ohr und Gehirn typisch, auch eine sekundäre Hypophysis ist vorhanden.

Eigenartig ist der Bau des Darmkanals. Beide Embryonen haben Mund, Kiemendarm und Magen, Abb. 3. Der Pylorus steht beider-

Abb. 4. Derselbe Keim. Schnitt durch die Augenregion. *pr. ko.* primärer Kopf; *s. ko.* sekund. Kopf; *s.* II *kd.* sekund. Kopfdarm. Vergr. × 35.

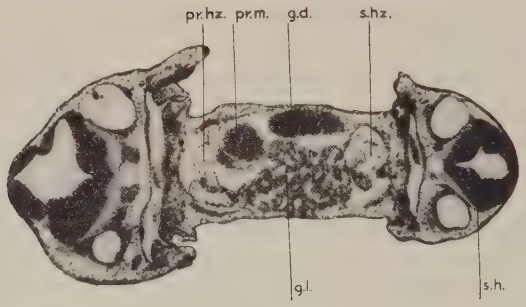


Abb. 5. Derselbe Keim. Schnitt durch die Herzregion. *g. d.* gemeinsamer Darm: *g. l.* gemeinsame Leber: *pr. hz.* primäres Herz; *pr. m.* primärer Magen; s. h. sekund. Gehirn; *s. hz.* sekund. Herz. Vergr. × 35.

seits in Verbindung mit dem gemeinsamen Darm, welcher oral als eine magenartige Wölbung anfängt. Er erstreckt sich dann als ein gerades Rohr bis zum After und hat ein grosses Lumen. Die beiden Lebern sind, wie schon äusserlich sichtbar war, verwachsen und haben eine gemeinsame Gallenblase. Dagegen ist das Pancreas deutlich paarig, wenn auch bie beiden Organe aneinander stiessen. Die Leibeshöhle ist gemeinsam, da aber zwei Mesenterien vorhanden sind, wird sie in zwei Hälften geteilt, Abb. 7. Beide Embryonen haben normale Nieren, und Nierengänge sind auch vorhanden. Der rechte primäre Gang verschmilzt mit dem linken sekundären, und der etwas erwei-

Abb. 6. Derselbe Keim. Schnitt durch die Magengegend. *g. m.* gemeinsamer Darm; *g. l.* gemeinsame Leber; *pr. py.* primärer Pylorus; *s. m.* sekund. Magen: *s. p.* sekund. Pancreas. Vergr. × 35.

terte gemeinsame Teil öffnet sich direkt nach aussen in der Nähe des gemeinsamen Afters. Der primäre linke und der sekundäre rechte Gang endigen getrennt in der Aftergegend.

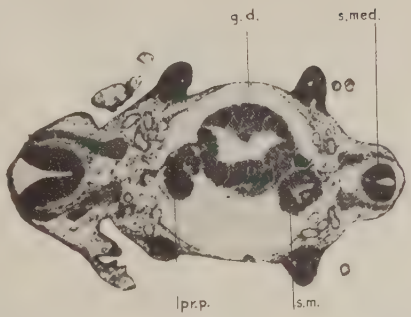


Abb. 7. Derselbe Keim. Schnitt durch die Extremitätengegend. *g. d.* gemeinsamer Darm; *pr. p.* primäres Pancreas; *s. m.* sekund. Magen; *s. med.* sekund. Medulla. Vergr. × 35.

Der sekundäre Embryo kann in diesem Falle als ausserordentlich vollständig entwickelt bezeichnet werden und übertrifft, soviel ich weiss, in dieser Beziehung alle bisher publizierten Fälle. Er hat u. a. einen Kopfdarm, von dem Töndury (1936, S. 86) bemerkt, dass seines Wissens ein solcher nie bei induzierten Embryonen beobachtet worden ist. Allerdings berichtet Holtfreter (1936, S. 478) über vorderdarmartige Bildungen bei Induktionen in xenoplastisch zusammengesetzten Explantaten, aber hier liegen die Verhältnisse ganz eigenartig. Der jetzige Fall hat eine grosse Ähnlichkeit mit Doppelembryonen, die durch Einschnürung des jungen Keimes gewonnen sind (z. B. Spemann, 1903, S. 579). Der sekundäre Embryo besitzt sämtliche Organe und hat mit dem primären Zwillingsbruder nur die Leibeshöhle, die Leber und den Darm gemeinsam.

Besonders auffallend ist hier die Ausbildung eines eigenen Herzens. Meines Wissens hat nur Holtfreter (1933, S. 429) einmal einen durch obere Urmundlippe induzierten Embryo mit Herz gefunden. Es handelt sich um einen ventral gelegenen, sekundären Embryo, der dem primären entgegengesetzt gerichtet ist. Holtfreter schreibt (l. c.) darüber nur kurz: »Das Implantat ergab zusammen mit seiner heteroplastischen Induktion einen vollkommenen Embryo mit Gehirn, allen paarigen Sinnesorganen, inneren Kiementeilen und — bis auf Defekte am Herz und anscheinend fehlender Leber — allen Rumpforganen.»

Abb. 8. Derselbe Keim. Schnitt durch dieMitte des Körpers. *g. d.* gemeinsamer Darm; *pr. n. g.* primärer Nierengang; *s. med.* sekund. Medulla; *s. n. g.* sekund. Nierengang. Vergr. × 35.

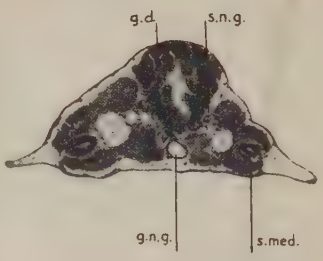


Abb. 9. Derselbe Keim. Schnitt etwas oral vom After. *g. d.* gemeinsamer Darm; *s. n. g.* sekund. Nierengang; *g. n. g.* gemeinsamer Nierengang; *s. med.* sekund. Medulla. Vergr. × 35.

Ich habe früher (Ekman 1936, S. 89) drei Fälle gefunden, in welchen zwar nur ein für den primären und sekundären Embryo gemeinsames Herz vorlag, wo aber eine Beeinflussung des induzierten Embryos auf die Herzentwicklung wahrscheinlich stattgefunden hatte. In diesem Falle haben wir bei einem mit dem primären gleichgerichteten sekundären Embryo ein vollständiges Herz. Die Entstehung dieses Organs wurde hier ermöglicht durch die frühzeitige, selbständige Lage des Vorderteiles des sekundären Embryos. Der Kopf konnte sich erheben als eine unabhängige Bildung, Abb. 1 b. Somit waren hier die Bedingungen für eine selbständige Herzentwicklung vorhanden (vgl. Ekman 1936, S. 90).

Das Ausbleiben der Circulation ist offenbar abhängig von der Verwachsung der beiden Lebern miteinander. Das kräftigere primäre Herz zieht die ganze Blutmasse an sich und lässt dadurch das schwache sekundäre Organ leer schlagen. Stöhr (1924, S. 565) hat Ähnliches beobachtet nach Transplantation einer überzähligen Herzanlage. In solchen Fällen treten die beiden Herzen sich sogleich als Feinde gegenüber. In den meisten Fällen erhält das Wirtsherz das Übergewicht über das Implantat, und damit ist dessen Schicksal besiegelt. Es bleibt auf irgendeiner Wachstumsstufe stehen, immer weniger Blut fort- oder nur hin- und herbewegend, und oblitiert

schliesslich. Wiel hier das Tier recht früh fixiert wurde, hatte das schwächere Herz sich noch nicht zurückgebildet.

Da in dem jetzigen Falle Vitalfärbung nicht vorliegt, lässt sich der Anteil des Organisators am Aufbau des sekundären Embryos nicht näher bestimmen. Aus den zahlreichen früheren Untersuchungen haben wir aber schon in diese Frage einen guten Einblick bekommen, und können hier ex analogia schliessen, dass der Hauptteil des sekundären Embryos aus Wirtsmaterial aufgebaut ist. Wir sehen also, mit welcher erstaunlichen Vollkommenheit ein Implantat in den besten Fällen induzieren kann. Die dorsale Urmundlippe ist wirklich ein Organisator erster Klasse, ein Schöpfer des Embryos.

3. EIN ZWEIKÖPFIGER SEKUNDÄRER EMBRYO.

Nr. 177, 1936 (*Triton tacniatus*). Wirt mittlere Gastrula, Organisator ein kleines, medianes Stück aus der oberen Urmundlippe einer jungen Gastrula. Das Implantat wurde in die Blastulahöhle gesteckt, Abb. 10. (Die Operation von S. Toivonen ausgeführt.) Es bildete sich auf der Ventralseite des Wirtes eine Ausbuchtung, die 3 Tage nach der Operation deutlich hufeisenförmig war. Leider wurde das Tier, welches zunächst nichts Besonderes darzubieten schien, anfangs nicht näher untersucht. Die genauen Beobachtungen stammen erst vom 7. Operationstage. Somit fehlen Angaben darüber, wie die induzierte Medullarplatte anfangs beschaffen war, aber höchst wahrscheinlich war auch sie hufeisenförmig.

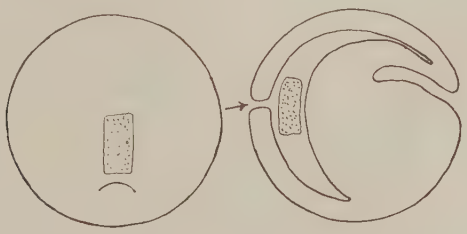


Abb. 10. Schema der Operation.

Abb. 11. Das Tier 9 Tage nach der Operation. Man sieht die zwei Köpfe des sekundären Embryos. Vergr. × 15.

Bei der ersten genauen Untersuchung war der sekundäre Embryo schon beweglich, und der Wirt hatte ein pulsierendes Doppelherz. Die in der Abb. 11 wiedergegebene photographische Aufnahme wurde 9 Tage nach der Operation gemacht. Es ist deutlich sichtbar, dass der sekundäre Embryo zwei kopfähnliche Bildungen hat. Beim Berühren mit der Nadel erfolgten lebhafte Zuckungen, wobei die beiden Köpfe gegeneinander gebogen wurden. Dabei entstand der komische Eindruck, dass sie einander zunickten. Am 10. Tage wurde festgestellt, dass der sekundäre Embryo auf der primären rechten Seite einen gut entwickelten Balancer und zwei Kiemenfäden mit Circulation besass, Abb. 12. Auch die primären Kiemen hatten Circulation. Auf der anderen Seite fehlte der sekundäre Balancer, aber zwei kleine Kiemenfäden waren vorhanden. Die primären Kiemen hatten keine Circulation, obgleich auch das Herz dieser Seite pulsierte. Wegen Infektion musste das Tier 10 Tage 10 St. nach der Operation fixiert werden.

Die Schnittuntersuchung ergibt, dass der primäre Embryo mit Ausnahme des Kiemendarmes und der Herzverdoppelung normal ausgebildet ist. Der sekundäre ist dagegen höchst sonderbar beschaffen. Er besitzt Medulla, Chorda, Ursegmente, drei Ohrblasen, einen Balancer, paarige Kiemen und, mit dem primären Embryo zusammen, Kiemendarm und zwei Herzen, Abb. 13. Wie schon äusserlich sichtbar, ist er hufeisenförmig mit zwei nach oral gerichteten, kopfartigen Bildungen. Von diesen ist diejenige auf der rechten Wirtsseite insofern besser entwickelt, als sie allein einen Balancer und Kiemen mit Circulation besitzt. Hier besteht das eigentümliche

Abb. 12. Derselbe Keim 10 Tage nach der Operation. *s. b.* sekund. Balancer; *s. k.* sekund. Kiemen. Vergr. × 23.

Verhalten, dass das Wirtsherz gleichzeitig mit primären und sekundären Kiemen in Verbindung steht. Soviel ich sehe, ist dies der einzige Fall, wo Circulation in sekundären Kiemen beobachtet wurde. Ich habe früher (Ekman 1936, S. 89) Fälle gefunden, in denen das Wirtsherz eine solche Lage hat, dass es gleich gut zu beiden Embryonen, dem primären und dem sekundären gehören konnte, aber erst dieser Fall beweist wirklich, dass diese Annahme realisierbar ist.

Der primäre Kiemendarm sendet nach beiden Seiten zwei sekundäre Kiementaschen, die zu den zwei

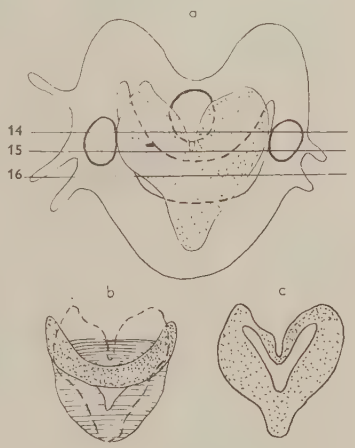


Abb. 13. Derselbe Keim. *a.* Schematische Rekonstruktion des sekundären Embryos; Medulla punktiert. Medulla, Chorda, Ohrbläschen, Kiemenfäden und Balancer berücksichtigt. 14, 15 u. 16 Lage der entsprechenden Schnittabbildungen. *b.* Chorda (punktiert), Medulla und Somiten. *c.* Medulla mit Lumen.

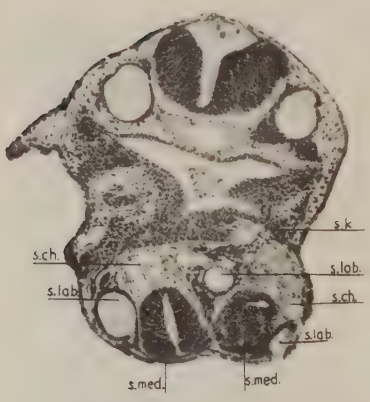


Abb. 14. Derselbe Keim. Schnitt durch die Ohrregion. *s. ch.* sekund. Chorda; *s. k.* sekund. Kiementasche; *s. lab.* die drei sekund. Ohrbläschen; *s. med.* sekund. Medulla. Vergr. × 52.

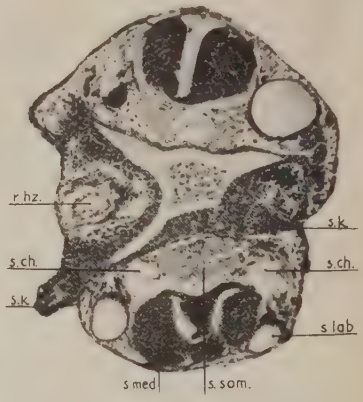


Abb. 15. Derselbe Keim. Schnitt etwas kaudal vom vorigen. *r. hz.* rechtes Herz; *s. ch.* sekund. Chorda; *s. lab.* sekund. Ohrblase; *s. med.* sekund. Medulla; *s. k.* sekund. Kiemenspalte; *s. som.* sekund. Muskeln. Vergr. × 52.

Kiemenfäden in Beziehung stehen, Abb. 14, 15 u. 16. Auf der linken Wirtsseite ist zwar auch ein pulsierendes Herz vorhanden, aber es liegt weiter kaudal als rechts und hat weder Verbindung mit den primären noch mit den sekundären Kiemen, welche beide deshalb wenig ausgebildet sind.

Die Verdoppelung des Wirtsherzens erfolgt hier dadurch, dass das Transplantat die normale Vereinigung der paarigen Anlage mechanisch verhindert (vgl. Ekman 1936, S. 89).

Es fragt sich bei diesem Falle vor allem, wie die Entstehung der beiden »Köpfe» zu verstehen ist. Dass diese, äusserlich getrennten Bildungen wirklich kopfartig sind, geht daraus hervor, dass hier Balancer, Kiemen und Ohrblasen vorliegen. Ein sekundärer Kopf braucht ja bekanntlich nicht alle Kopforgane zu enthalten, und zwar fehlen sehr oft Nase und Augen. Eine naheliegende Erklärung wäre die, dass die sekundäre Kopfanlage irgendwie gespalten wäre, etwa wie bei den bekannten Spemannschen Einschnürungsversuchen in frühen Stadien mit Triton.

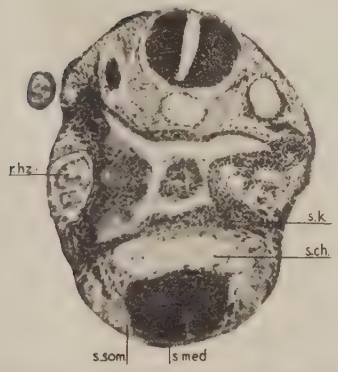


Abb. 16. Derselbe Keim. Schnitt etwas kaudal vom vorigen. *r. hz.* rechtes Herz; *s. ch.* sekund. Chorda; *s. k.* sekund. Kiemen; *s. med.* sekund. Medulla; *s. som.* sekund .Muskeln. Vergr. × 52.

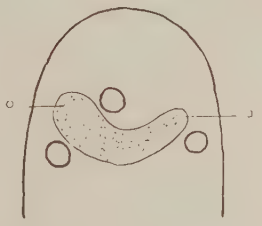


Abb. 17. Derselbe Keim. Vereinfachtes Schema des sekundären Embryos im Verhältnis zum primären. Medulla und Hörbläschen berücksichtigt. *a* aborales Ende; *o* orales Ende.

Töndury (1936, S. 54) hat jüngst einen Fall beschrieben, wo durch die Umkehrtransplantation zwischen dorsalem Urmundlippenmaterial und Material der ventralen Randzone eine sekundäre Embryonalanlage von grosser Vollkommenheit induziert wurde, welche an ihrem rostralen Ende eine Duplicitas anterior aufwies. Die beiden Ausläufer bestanden je aus einem rudimentären Gehirn und einem in einigem Abstand davon gelegenen Ohrbläschen. Töndury macht wahrscheinlich, dass der Grund für die Entstehung der Verdoppelung in einer frühen, partiellen Zweiteilung des Organisators liegt.

Der Bau des induzierten Nervensystems würde auch in meinem Falle mit einer solchen Annahme gewissermassen vereinbar sein, aber die Form der Chorda spricht ganz entschieden dagegen. Wie aus Abb. 13 hervorgeht, ist dieses Organ hufeisenförmig gebogen und zeigt keine Spuren einer Verwachsung aus zwei ursprünglich getrennten Teilen. Wenn hier wirklich zwei verschiedene Chordae vorlägen, müssten sie unter spitzem Winkel kaudal vereinigt sein, was nicht der Fall ist.

Sowohl auf der konkaven oralen wie der konvexen aboralen Seite der Chorda sind Muskeln (Ursegmente) vorhanden, die als Antagoni-

sten wirken. Dadurch wird es erklärlich, dass der sekundäre Embryo sich krümmen konnte unter Annäherung der Köpfe aneinander.

Mir scheint, dass es sich hier nur um einen einzigen sekundären Embryo handelt, der aber von Anfang an hufeisenförmig war, Abb. 17. Es kommt recht oft vor, dass die durch ein ins Blastocöl eingestecktes Stück obere Urmundlippe induzierte Medulla gebogen wird. Unter meinen früher publizierten Fällen liegt eine solche Bildung 8 mal vor (Ekman 1936, Abb. 14, 22, 42, 45, 54, 58, 65 u. 71). Offenbar ist dieses Verhalten abhängig davon, dass das Implantat irgendwie gebogen wird, entweder direkt beim Einstecken oder später durch die Gastrulation des Wirtes. Diesmal war die Krümmung der Induktion, wie schon 3 Tage nach der Operation festgestellt wurde, besonders kräftig. Ausserdem war die Lage insofern eigenartig, als die beiden Enden nach oral gerichtet waren und etwa in gleicher Höhe standen, Abb. 17.

Es ist nachher schwer, ganz sicher zu entscheiden, welches das ursprüngliche Oralende ist, aber mir scheint, dass es auf der rechten Seite des Wirtes liegt. Somit ist es nach den früheren Erfahrungen leicht zu verstehen, dass hier die Medulla beiderseits von einer Ohrblase flankiert wird. Die dritte sekundäre Ohrblase, die auf der linken Wirtsseite liegt, wäre somit eine Bildung, die a m k a u d a l e n E n d e des sekundären Embryos entsteht. Dasselbe betrifft auch die diesseitigen Kiemen.

Wie ist nun dieses Verhalten möglich? Aus früheren Untersuchungen (Spemann, Bautzmann, O. Mangold, Lehmann, Holtfreter, Mayer, Töndury, Ekman) ist bekannt, dass die regionale Gliederung des sekundären Embryos abhängig ist teils von der Art des Organisators, teils von seiner Lage im Wirt. Hier liegt sowohl das orale wie das aborale Ende des sekundären Embryos in Kopfhöhe. Da der gebrauchte Organisator ein Kopforganisator (im Sinne Spemanns) ist, wirken auf der rechten Wirtsseite sowohl die Organisator- wie die Wirtsfaktoren gleichsinnig: beide sind kopfbestimmend. Auf der linken Wirtsseite dagegen wirken die Organisatorfaktoren rumpfbestimmend, die Wirtsfaktoren aber kopfbestimmend. Die letztgenannten sind stärker, und somit entstehen hier eine laterale Ohrblase und Kiemen a m a b o r a l e n E n d e des induzier-

ten Embryos. Die mediane Ohrblase gehört zu beiden Köpfen gemeinsam.

Die sekundäre Chorda, welche überhaupt aus dem Implantat entsteht und eine regelmässige Form erreicht, ist auch hier normal ausgebildet, wenn auch gebogen. Dagegen ist das Zentralnervensystem, welches ein mehr plastisches Gebilde darstellt, unter dem Einfluss der Umgebung etwas deformiert worden insofern, als auch das aborale Ende hirnartig verdickt und die Mittelpartie ein wenig nach kaudal medullaartig ausgezogen ist.

4. ZUSAMMENFASSUNG.

Es werden zwei durch obere Urmundlippe induzierte sekundäre Embryonen beschrieben. Der erste ist dadurch bemerkenswert, dass er wohl als der vollständigste unter den bis jetzt publizierten gelten darf, Abb. 3. Besonders hervorzuheben ist das Vorkommen eines sekundären Herzens. Der zweite Embryo ist durch das Vorhandensein zweier Köpfe gekennzeichnet. Von diesen stammt der eine aus dem Oralteil der induzierten, hufeisenförmigen Medullarplatte, der andere dagegen aus dem Aboralteil derselben, Abb. 17. Die beiden Köpfe sind somit ungleich determiniert.

In diesem Falle besteht noch der bisher nicht beobachtete Umstand, dass das primäre Herz den Blutstrom sowohl durch primäre wie durch sekundäre Kiemen treibt.

5. LITERATURVERZEICHNIS.[1])

EKMAN, GUNNAR 1936: Beobachtungen über den Bau durch halbseitige obere Urmundlippe induzierter Embryonen bei *Triton*. — Annal. Acad. Scient. Fennicae. Serie A. *XLV*.

HOLTFRETER, J. 1933: Organisierungsstufen nach regionaler Kombination von Entomesoderm mit Ektoderm. — Biol. Zbl. *53*.

—»— 1936: Regionale Induktion in xenoplastisch zusammengegesetzten Explantaten. — Roux' Arch. *134*.

[1]) Ein ausführlicheres Literaturverzeichnis findet sich in meiner früheren Arbeit (EKMAN 1936).

Spemann, H. 1903: Entwickelungsphysiologische Studien am *Triton*-Ei III. — Arch. f. Entw. mech. d. Org. *16.*

—»— 1931: Über den Anteil von Implantat und Wirtskeim an der Orientierung und Beschaffenheit der induzierten Embryonalanlage. Roux' Arch. *123.*

—»— 1936: Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Berlin, J. Springers Verlag.

Stöhr jr., Ph. 1924: Experimentelle Studien an embryonalen Amphibienherzen II. Über Transplantation embryonaler Amphibienherzen. Arch. f. Mikroskop. Anat. u. Entw. mech. *103.*

Töndury, Gian 1936: Beiträge zum Problem der Regulation und Induktion: Umkehrtransplantation des mittleren Materialstreifens der beginnenden Gastrula von *Triton alpestris.* Roux' Arch. *134.*

Die Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen seitens pflanzlicher Zellen — ein Beispiel der adenoiden Tätigkeit der Protoplasten.

Von

Runar Collander und Alice Holmström.

I. PERMEABILITÄT UND ADENOIDE TÄTIGKEIT.

Immer mehr bricht sich die Erkenntnis Bahn, dass die Permeabilitätsforschung im beschränkten Sinne des Wortes prinzipiell durchaus unfähig ist, allein das Problem der Stoffaufnahme und -abgabe der lebenden Zellen zu lösen. Gegenstand der eigentlichen Permeabilitätsforschung ist nämlich der Widerstand, den die Protoplasten (oder bestimmte Schichten derselben) dem Passieren verschiedener Stoffe entgegensetzen, wenn diese bestrebt sind, unter dem Einfluss etwa eines Druck- oder Konzentrationsgefälles durch das Plasma zu dringen. Aber bei der Stoffaufnahme und Stoffabgabe der lebenden Protoplasten handelt es sich ja nicht nur um eine derartige selektive Bremsung freiwillig verlaufender Diffusions- oder Filtrationsvorgänge, wobei einige Stoffe stärker, andere schwächer zurückgehalten werden. Vielmehr sehen wir die Protoplasten in einer viel *aktiveren* Weise an dem Stoffaustausch der Zellen beteiligt: gelöste Stoffe werden z. B. häufig dem Konzentrationsgefälle entgegen befördert, was im allgemeinen nur unter Verbrauch von freier Energie möglich ist. Derartige Vorgänge, die zweifellos von ganz fundamentaler Bedeutung für das Leben der Organismen sind, liegen ausserhalb des Bereichs der eigentlichen Permeabilitätsforschung, die eben deshalb grundsätzlich unfähig ist, allein den Stoffaustausch der Zellen klarzulegen.

Bereits der grosse Bahnbrecher der neueren Permeabilitätsforschung, Ernst Overton, hat von Anfang an diesen Sachverhalt

klar erkannt und nachdrücklich zum Ausdruck gebracht, indem er scharf zwischen der passiven Permeabilität der Protoplasten und ihrer aktiven Stoffbeförderung, für die er den Namen *adenoide Tätigkeit* prägte, unterschied.

Diese fundamentale Distinktion OVERTONS hat aber anfangs wenig Beachtung gefunden. In den ersten Jahrzehnten nach dem Auftreten OVERTONS war es hauptsächlich nur HÖBER, der die Lehre von der adenoiden Tätigkeit oder »physiologischen Permeabilität», wie HÖBER sich ausdrückte, verteidigte.

Erst in den letzten Jahren haben wieder zahlreiche Forscher betont, dass die Stoffaufnahme und -abgabe der lebenden Protoplasten eine viel zu komplizierte Erscheinung ist, als dass sie durch irgend eine noch so ingeniöse Permeabilitätstheorie erklärt werden könnte. So z. B. haben besonders die schönen Untersuchungen von HOAGLAND und seinen Mitarbeitern sowie diejenigen von STEWARD überzeugend dargetan, dass die Salzaufnahme der pflanzlichen Zellen eine komplizierte Arbeitsleistung der Protoplasten darstellt, während WERTHEIMER in interessanten Untersuchungen nachzuweisen versucht hat, dass die Zuckeraufnahme der Hefezellen durchaus kein einfacher osmotischer Vorgang ist. Auffallenderweise wird aber der Name OVERTONS von diesen Autoren, soweit wir sehen, überhaupt nicht in diesem Zusammenhang erwähnt.

II. BERUHT DIE VITALFÄRBUNG PFLANZLICHER ZELLEN MIT SULFOSÄUREFARBSTOFFEN AUF DER PASSIVEN PERMEABILITÄT ODER AUF DER ADENOIDEN TÄTIGKEIT DER PROTOPLASTEN?

Die Durchlässigkeit pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe ist im allgemeinen unmessbar klein (COLLANDER 1921). Immerhin sind ganz bestimmte Zellsorten, z. B. die den Leitbündeln am nächsten liegenden Parenchymzellen, zu einer nicht ganz unbeträchtlichen Speicherung dieser Farbstoffe befähigt.[1])

[1]) Es sei hervorgehoben, dass die verschiedenen Sulfosäurefarbstoffe durchaus nicht mit derselben Geschwindigkeit aufgenommen

Es fragt sich nun, ob die beobachtete Farbstoffspeicherung darauf zurückzuführen ist, dass die betreffenden Protoplasten eine ungewöhnlich grosse Permeabilität für Sulfosäurefarbstoffe besitzen, oder ob eine diesen Zellen eigentümliche adenoide Tätigkeit als die Ursache der Farbstoffaufnahme anzusehen ist.

Diese Frage hat HÖBER bereits im Jahre 1922 in seinem bekannten Handbuch (S. 523 ff.) im Sinne der zuletztgenannten Alternative beantwortet. Er stützt sich dabei vor allem auf die kurz vorher festgestellte Tatsache, dass sich die Aufnahme von lipoidunlöslichen Sulfosäurefarbstoffen fast vollständig wegnarkotisieren lässt, was ja entschieden für die »vitale» Natur des betreffenden Vorganges spricht. Nach derselben Richtung deutet auch der Umstand, dass die Konzentration der Sulfosäurefarbstoffe im Innern der farbstoffaufnehmenden Zellen oft deutlich die Konzentration in der umgebenden Farbstofflösung überschreitet, sowie die Beobachtung, dass der einmal aufgenommene Farbstoff nicht merkbar exosmiert, wenn die Zellen in eine farbstoffreie Lösung übertragen werden.

Alles dies macht ja die aktive Natur der in Rede stehenden Farbstoffaufnahme höchst wahrscheinlich. Allein ganz entscheidend sind die bisherigen Beweise kaum. Es ist nämlich wenigstens theoretisch denkbar, dass auch die passive Plasmapermeabilität durch Narkotika herabgesetzt wird (vgl. z. B. KRIJGSMAN, S. 333), und die Konzentrationserhöhung sowie das zähe Festhalten des einmal aufgenommenen Farbstoffes könnte etwa durch adsorptive Bindung an Kolloide des Zellsaftes erklärt werden.

Es schien uns deshalb nicht ganz überflüssig, zu untersuchen, ob die Vitalfärbung mit Sulfosäurefarbstoffen durch *Sauerstoffmangel* beeinflusst wird oder nicht. Da nämlich die adenoide Tätigkeit eine Arbeitsleistung der Zelle darstellt, setzt sie eine dauernde Energie-

---

werden. Wenn die Aufnahmegeschwindigkeit des Orange G gleich 100 gesetzt wird, bekommt man — nach orientierenden Versuchen mit Kelchblättern von *Hyacinthus candicans* — für die übrigen von uns untersuchten Sulfosäurefarbstoffe etwa die folgenden relativen Geschwindigkeiten: Cyanol und Rubin S 25, Brilliant Ponceau GG 6, Methylorange 4, Metanilgelb, Echtrot A und Trypanblau höchstens etwa 2—3.

lieferung voraus, die meistens wohl nur durch aerobe Atmung ermöglicht wird. Durch Sauerstoffentzug wird daher die adenoide Tätigkeit im allgemeinen verhindert, wie dies bereits von OVERTON hervorgehoben und durch die neueren Versuche z. B. von HOAGLAND und STEWARD experimentell schön bestätigt worden ist. Dagegen dürfte die passive Permeabilität durch Sauerstoffmangel kaum wesentlich beeinflusst werden. (Vgl. allerdings KEKWICK und HARVEY.)

Zu den Versuchen dienten Kelchblätter von weissen Darwin-Tulpen, von weissen Hyacinthen (Sorte »Innocence«) sowie von *Hyacinthus candicans*. Ehe die Blätter in die Farblösungen getaucht wurden, wurde die Epidermis einer- oder beiderseits entfernt. Die *Hyacinthus*-Blätter wurden ausserdem gewöhnlich längs oder quer geschnitten. Die Objekte kamen dann in 0,4- oder 0,8-prozentige Lösungen von Orange G (Schering-Kahlbaum) oder Cyanol extra (Cassella & Co.). Die Sauerstoffzufuhr war dabei folgenderweise abgestuft: I dauernde Durchleitung von Luft durch die Lösung, II offenes Gefäss (flache Glasschale) ohne Luftdurchleitung, III luftdicht verschlossene kleine Medizinfläschchen fast ganz mit Lösung gefüllt, IV sowohl Farblösung wie Objekte im voraus unter der Vakuumpumpe evakuiert, Fläschchen luftdicht verschlossen. (Im Falle des Cyanols musste wegen des Schäumens der Lösung auf die Luftdurchleitung verzichtet werden.) Nach Ablauf der Versuchszeit wurden die Objekte gut mit Wasser ausgewaschen, die Zellen dann in einer Salzlösung plasmolysiert und schliesslich die Interzellularluft zur Erleichterung der mikroskopischen Beobachtung durch Evakuieren entfernt, wonach die Objekte mikroskopisch untersucht wurden.

Zahlreiche derartige Versuche wurden mit den drei oben genannten Objekten ausgeführt. Dabei zeigte es sich regelmässig, dass — sofern man allein die gut plasmolysierten, anscheinend noch unbeschädigten Zellen um die Leitbündel herum berücksichtigte — die Gruppe I (Luftdurchleitung) am stärksten gefärbt war, bei II war die Färbung bereits etwas schwächer, bei III noch bedeutend schwächer, und in der Gruppe IV endlich waren die betreffenden Zellen fast ungefärbt geblieben.

Um mehr quantitative Ergebnisse zu erreichen, wurden mit den Kelchblättern von *Tulipa* u. a. folgende Versuche ausgeführt:

Versuch 1. Die Objekte liegen unter dauernder Durchleitung von Luft je 10, 20 und 40 Minuten in einer 0,8-prozentigen Lösung von Orange G sowie 12 Stunden in einer ebensolchen evakuierten Lösung. Ergebnis: Die Zellen haben während 12 Stunden in der evakuierten Lösung ungefähr ebenso wenig Farbstoff wie während 10 Minuten in der O_2-haltigen Lösung aufgenommen. Die während 40 Minuten in Gegenwart von O_2 gefärbten Zellen waren sehr viel kräftiger gefärbt als die während 12 Stunden in O_2-freier Lösung behandelten.

Versuch 2. Die Objekte liegen über Nacht in 0,025- und 0,1-prozentigen Lösungen von Orange G unter Durchleitung von Luft sowie ebenso lange Zeit in einer evakuierten 0,8-prozentigen Lösung desselben Farbstoffes. Ergebnis: Das Blatt in der evakuierten 0,8-prozentigen Lösung ist nicht stärker gefärbt als dasjenige in der O_2-reichen 0,025-prozentigen. Dagegen ist das erstgenannte Blatt deutlich schwächer gefärbt als dasjenige in der O_2-reichen 0,1-prozentigen Lösung.

Aus diesen Versuchen geht deutlich hervor, dass der Sauerstoffmangel einen kräftig hemmenden Einfluss auf die Vitalfärbung der Zellen mit Sulfosäurefarbstoffen ausübt. Es fragt sich nur noch, ob tatsächlich die Farbstoff*aufnahme* der Zellen durch Sauerstoffmangel gehemmt wird, oder ob die Blassheit der Zellen, die in O_2-freien Lösungen gelegen haben, vielleicht davon herrührt, dass die Farbstoffe unter anaeroben Bedingungen in den Zellen zu farblosen Leukoverbindungen reduziert werden. Zur Entscheidung dieser Frage wurden Kelchblätter der Tulpe, die bei Anwesenheit von O_2 mit Orange G oder Cyanol gefärbt waren, in Wasser gelegt, das besonders gründlich evakuiert wurde und zwar in einem mit alkalischer Pyrogallollösung beschickten Vakuumexsikkator. Auch unter diesen Bedingungen konnte keine Entfärbung der gefärbten Zellen wahrgenommen werden, trotzdem ähnliche Zellen, die gleichzeitig in demselben Vakuumexsikkator in einer evakuierten Farbstofflösung lagen, ganz ungefärbt blieben.

Es scheint somit sicher erwiesen, dass der Sauerstoffentzug tatsächlich eben die *Aufnahme* der Sulfosäurefarbstoffe seitens der sonst farbstoffaufnehmenden Zellen verhindert.

Damit ist ein neuer Indizienbeweis für die adenoide Natur dieser Farbstoffaufnahme gegeben — ein Beweis, der für sich allein vielleicht nicht entscheidend ist,[1]) der aber zusammen mit den früher gewonnenen in dieselbe Richtung deutenden Wahrscheinlichkeitsbeweisen wohl doch ziemlich überzeugend ist.

Die Zellen um die Leitbündeln herum, welche Sulfosäurefarbstoffe aufnehmen, wären hiernach nicht durch irgend welche abweichenden Permeabilitätseigenschaften ausgezeichnet. (In der Tat haben wir uns durch Plasmolyseversuche davon überzeugt, dass die Permeabilität der farbstoffaufnehmenden Zellen für Harnstoff und Glycerin etwa ebenso gering ist wie diejenige der nicht farbstoffaufnehmenden Zellen.) Was die leitbündelnahen Zellen charakterisiert, ist vielmehr eine besondere adenoide Aktivität, die sich vermutlich nicht nur, wie in unseren Experimenten, den Sulfosäurefarbstoffen gegenüber geltend macht, sondern auch im normalen Stoffwechsel der Pflanze eine Rolle spielen dürfte.

Überhaupt ist es wohl wahrscheinlich, dass die verschiedenen Zellsorten einer vielzelligen Pflanze gerade in bezug auf ihre adenoide Fähigkeit eine deutlichere Differenzierung als bezüglich ihrer Permeabilitätseigenschaften aufzuweisen haben. Hierüber ist allerdings bis jetzt äusserst wenig bekannt. Es scheint uns aber, dass die augenfällige Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen seitens ganz bestimmter Zellen im Pflanzenkörper in erster Linie gerade als Indikator einer physiologisch bedeutsamen, aber im allgemeinen schwer zu beobachtenden Zelltätigkeit Beachtung verdient.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen seitens pflanzlicher Zellen wird durch Sauerstoffmangel verhindert. Dies ist ein neuer Beweis für die Richtigkeit der zuerst von HÖBER ausgesprochenen

[1]) Wie von STRUGGER nachgewiesen worden ist, kann der Stoffwechsel unter anaeroben Bedingungen in neue Bahnen gelenkt werden, so dass die Bedingungen der Farbstoffspeicherung im Zellsaft verändert werden.

Ansicht, wonach die Aufnahme von lipoidunlöslichen Sulfosäurefarbstoffen auf der »physiologischen Permeabilität» oder adenoiden Tätigkeit der Protoplasten beruht.

Die Bedeutung der adenoiden Tätigkeit für die physiologischen Leistungen der Zellen wird betont.

ZITIERTE LITERATUR.

Collander, R., Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. Jahrb. wiss. Bot. *60*, 354—410. 1921.

Hoagland, D. R. und T. C. Broyer, General Nature of the Process of Salt Accumulation by Roots. Plant Physiol. *11*, 471—507. 1936.

Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 5. Aufl. Leipzig 1922.

Kekwick, R. A. und E. N. Harvey, The Effect of Anaerobic Conditions on the Permeability of the Egg of *Arbacia punctulata* to Water. J. Cell. and Comp. Physiol. *5*, 43—51. 1934.

Krijgsman, B. J., Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. Ergebn. d. Biol. *9*, 292—357. 1932.

Overton, E., Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zellen, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. in Zürich *44*, 88—135. 1899.

Steward, F. C., W. E. Berry und T. C. Broyer, The Absorption and Accumulation of Solutes by Living Plant Cells. VIII. Ann. of Bot. *50*, 345—366. 1936.

Strugger, S., Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma *26*, 56—69. 1936.

Wertheimer, E., Über die ersten Anfänge der Zuckerassimilation. Protoplasma *21*, 522—560. 1934.

Beiträge zur biologischen Anatomie der hinteren Extremitäten der Vögel.

Von

Pontus Palmgren.

(Mit 2 Tabellen und einer Diagrammbeilage.)

PROBLEMSTELLUNG, MATERIAL UND METHODIK.

Zweck der Untersuchung. Die vorliegende Untersuchung bezweckt, einen Beitrag zur Kenntnis der anatomischen Grundlage der verschiedenen Bewegungsarten der Vögel auf festem Substrat (Geäst, Baumstämme und Boden) zu liefern. Vor allem hat mich die Frage interessiert, wie die zwei Hauptbewegungstypen: das *Schreiten* (resp. *Rennen*) und das *Hüpfen*, anatomisch bedingt sind. Daneben wird auch die Bewegung an lotrechten Flächen (Baumstämmen und Felsen) besprochen werden. Ich werde mich aber in dieser Untersuchung nur auf einen Vergleich der Längenverhältnisse der folgenden Skelettabschnitte beschränken: 1) *Rumpfwirbelsäule*, 2) *Oberschenkel*, 3) *Unterschenkel*, 4) *Lauf*. Eine vollständige Analyse der Bewegungsverhältnisse auf anatomischer Grundlage wird also nicht angestrebt.

Das Material. Die Messungen sind vor allem an montierten Skeletten in der reichhaltigen Sammlung des Anatomischen Institutes der Universität Helsingfors vorgenommen. Ich benutze die Gelegenheit, dem Vorstand des Institutes, Herrn Prof. V. Lassila, für sein grosses Entgegenkommen hier meinen besten Dank auszusprechen. — Komplettierende Messungen wurden an Alkoholmaterial, teils aus den Sammlungen des Zoologischen Institutes, teils aus meiner eigenen Sammlung stammend, gewonnen.

Ausführung der Messungen. Die Länge der *Brustwirbelsäule* und des *Beckens* sollen zusammen als Länge der »*Rumpfwirbelsäule*» das *Mass der Körpergrösse* (streng genommen natürlich nur der Rumpf-

länge) des Vogels darstellen. Die hintere Begrenzung, zwischen dem Becken und dem ersten beweglichen Schwanzwirbel, dürfte selbstverständlich sein. Dagegen ist die vordere Begrenzung des Rumpfes, an der Wirbelsäule gemessen, nicht so eindeutig, wenn wir eine bewegungsphysiologische Gliederung des Körpers versuchen und den Rumpf als einen im grossen ganzen starren Abschnitt des Körpers definieren wollen. Zur Brustwirbelsäule werden (vgl. STRESEMANN S. 62) die Wirbel gerechnet, deren Rippen mit dem Sternum in Verbindung stehen. Aber auch 1—3 der hintersten Halswirbel, die freie Rippen tragen, sind in ihrer Bewegungsfreiheit dadurch stark beschränkt, dass sie mehr oder weniger hohe und lange Dornfortsätze tragen, die eine ausgiebigere Dorsalflexion in den zwischenliegenden Gelenken verhindern. Bei einigen Gruppen (Galli, Columbae) sind sie sogar synostotisch mit den Brustwirbeln verwachsen. Vom physiologisch-mechanischen Gesichtspunkte aus sollten diese Wirbel in die Rumpfwirbelsäule einbegriffen werden. Da der morphologische Übergang zwischen den Brust- und den Halswirbeln in bezug auf die Ausbildung der Dornfortsätze oft ein ganz allmählicher ist, würde aber eine Bestimmung der vorderen Begrenzung des Rumpfes auf Grund dieses Merkmales sehr subjektiv sein. Ich habe deshalb die übliche Einteilung durchgehend angenommen, obwohl die Länge der Rumpfwirbelsäule als Mass der Proportionen zwischen den bewegten und den bewegenden Gliedern des Körpers dadurch an Brauchbarkeit verliert.

Bei einer biologisch-anatomischen Untersuchung sollte natürlich prinzipiell die *Länge der Extremitätenabschnitte* von Drehachse zu Drehachse gemessen werden. Dies stösst indessen auf bedeutende praktische Schwierigkeiten. Die Lage der Drehachsen verschiebt sich erstens mit den in den Gelenken stattfindenden Bewegungen (vgl. STOLPE S. 174—175). Ausserdem war es unmöglich, an den montierten Skeletten die zur annäherungsweisen Bestimmung der Drehachsen (vgl. HIRSCH S. 5—6) nötigen Messungen genau auszuführen. Ich habe deshalb solche Messpunkte benutzt, die nicht nur an montierten Skelet-

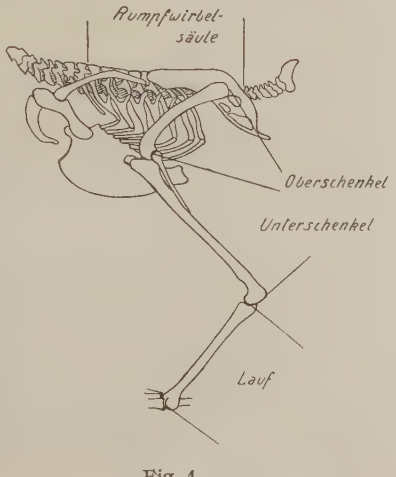


Fig. 1.

ten, sondern auch an Alkoholmaterial, durch Palpation durch die Haut, leicht bestimmt werden können. Die Längen der Glieder sind demgemäss wie folgt gemessen (vgl. Bild 1):

Oberschenkel: Vom Trochanter major bis zum Gelenk zwischen der äusseren Femurkondyle und dem Fibulakopf.

Unterschenkel: Vom Gelenk zwischen der äusseren Femurkondyle und dem Fibulakopf bis zum Intertarsalgelenk (äussere Seite).

Lauf: Vom Intertarsalgelenk bis zum Gelenk zwischen dem Lauf und der äusseren Zehe.

Bei der Ausführung der Messungen sollen die Glieder des Beines miteinander Winkel von 90° bilden.

Die *Masse* sind in *Tabelle 1* enthalten. Um die Tabelle nicht allzusehr ansschwellen zu lassen, wird für jede Art nur der Mittelwert der Messungen an verschiedenen Individuen angeführt.

Die Zahl der gemessenen Individuen (in Kolumne 6—7 angegeben, Skelettmaterial in Kolumne 6, Alkoholmaterial in Kolumne 7) ist so gering, dass eine Berechnung der variationsstatistischen Charakteristika (Streuung und Mittelfehler) keinen Zweck hat. Die vorhandene Variation ist auch ohne Bedeutung für unsere Fragestellung.

Die Masse sind in *Tabelle 2* in *relative Längen* umgerechnet: 1) die relativen Längen der 3 Beinabschnitte (in % der Totallänge des Beines); 2) die Längen des Ober- und Unterschenkels sowie des Laufes in % der Rumpfwirbelsäule; 3) totale Länge des Beines in % der Länge der Rumpfwirbelsäule.

DIE BEWEGUNGSARTEN DER UNTERSUCHTEN VÖGEL.

Von den Arten, die ich gemessen habe, sind die zu folgenden Gruppen[1]) gehörenden als ausschliessliche »Schreiter» zu bezeichnen: *Struthiones, Casuarii, Galli, Columbae, Ralli, Grues, Laro-limicolae, Anseres, Phoenicopteri, Gressores,* sowie unter den *Passeres* die *Alau-*

[1]) Die Einteilung der Ordnungen und Familien gründet sich auf Stresemann. In bezug auf Genera und Arten stütze ich mich auf Peters hinsichtlich der Gruppen, die in den 2 ersten Bänden seiner »Checklist» behandelt sind. Im übrigen sind die paläarktischen Arten nach Hartert, die amerikanischen nach dem »Catalogue of Birds of the Americas», sonstige nach Reichenow angeführt. Die Artzugehörigkeit der aussereuropäischen Formen in der alten Skelettsammlung ist natürlich ziemlich unsicher. Die Autornamen sind der Raumersparnis halber fortgelassen.

didae, *Motacillidae*, *Cinclidae* und *Sturnidae*. Auch die *Hirundinidae* schreiten, wenn sie sich ausnahmsweise zu Fuss bewegen. Zu den »Hüpfern» gehören die Repräsentanten der *Troglodytidae*, *Sylviidae*, *Muscicapidae*, *Bombycillidae* und *Paridae*. »Gemischte Gruppen» hinsichtlich der Bewegungsart sind die *Turdidae*, *Corvidae*, *Fringillidae*, *Bucerotidae*, *Cuculidae*, die *Psittaci* und die *Accipitres*. Diese Gruppen nehmen erstens dadurch eine vermittelnde Stellung ein, dass zu ihnen sowohl rennende wie hüpfende Arten zählen. So sind die Steinsperlinge (*Petronia*), die Spornammern (*Calcarius*) und die Schneeammern (*Plectrophenax*) Läufer, während die Finkenvögel überhaupt als mehr oder weniger ausgesprochene Hüpfer zu bezeichnen sind; die *Papageien* schreiten überhaupt, wenn sie sich zu Fuss auf ebenem Boden bewegen, aber die *Loris* sollen hüpfen. Zu den *Cuculidae* gehören auch sowohl hüpfende wie laufende Formen. Die *Bucerotidae* sind überhaupt Hüpfer, aber einige Arten, die sich mehr auf dem Boden aufhalten, sind Schreiter (Finn). — Vor allem aber ist es für einige der genannten Gruppen charakteristisch, dass manche Arten sich beider Bewegungsarten bedienen können oder dass ihre Bewegung auf festem Boden zwischen Gehen und Hüpfen mehr oder weniger intermediär ist. Die *Krähenvögel* bewegen sich auf dem Boden überhaupt schreitend, hüpfen aber, wenn sie Eile haben, besonders die leichteren Formen (*Pica*, *Garrulus*); das grosse Körpergewicht schliesst offenbar das Hüpfen als dauernde Bewegungsart aus, wie Stresemann (S. 548) sehr richtig betont. Für die *Raubvögel* ist das Schreiten die normale Bewegungsart auf dem Boden (wenn man überhaupt von »normaler Bewegung» auf dem Boden sprechen darf), sie können aber wenigstens zum Teil auch ausgezeichnet hüpfen (vgl. Finn S. 16). Auch den *Drosseln* macht offenbar ihr ziemlich bedeutendes Gewicht das Hüpfen anstrengend, denn bei der Nahrungssuche bewegen sie sich hauptsächlich mit kurzen Schritten rennend; es sei erwähnt, dass Herr Stud. L. Siivonen auf meine Anregung auf die Bewegungsweise der Singdrossel (*Turdus ericetorum*) bei verschiedenen Tätigkeiten besonders achtgegeben hat, wofür ich ihm bestens danke.

Die *kleineren Turdidae* (sensu Stresemann, also *Erithacus* und Verwandte) können wohl überhaupt als spezialisierte Hüpfer be-

zeichnet werden. Aber als ich im Sommer 1935 in Lappland auf die Bewegungsweise des nördlichen Blaukehlchens, *Luscinia s. svecica*, besonders achtgab, stellte ich zu meinem grossen Erstaunen fest, dass die Vögel sich schnell rennend über flache Felsen und sonstige offene, ebene Stellen bewegten, wo man ihre Bewegungen genauer verfolgen konnte. Vielleicht ändert sich der Bewegungstypus in dichtem Pflanzengewirr, in Analogie mit der von STRESEMANN (S. 548) zusammengefassten Regel: »*fast alle kleinen Bodenvögel* dagegen, die sich auf hindernisreichem Grund (unter Gebüsch, auf dem Waldboden, im Steingeröll) bewegen müssen, sind Hüpfer.» Auf ebenem Boden wirkte jedenfalls das Rennen beim Blaukehlchen ebenso geschickt wie bei den Piepern und Stelzen, nur fanden die Bewegungen, wie es ja für die drosselartigen Vögel charakteristisch ist, absatzweise in kurzen, schnellen Anläufen statt. Leider habe ich kein anatomisches Material von der Art zur Verfügung gehabt.

Bei den *Fringillidae* sind die Bewegungsverhältnisse ziemlich labil, und die jeweils zur Verwendung kommende Bewegungsart hängt teilweise von der augenblicklichen Beschäftigung des Vogels ab. Wenn sie mit der Auflese von Futter am Boden beschäftigt sind, bewegt sich z. B. die Goldammer deutlich schreitend. Dasselbe kann man auch beim Haussperling beobachten, obwohl die *Passer*-Arten ausgezeichnete Hüpfer sind; nach neueren Untersuchungen werden sie ja auch zu den *Ploceidae* gestellt, die durchweg Hüpfer sind. Dass sich sonst hüpfende Arten bei der Nahrungssuche schreitend bewegen, ist durchaus verständlich, denn dabei bleiben ihre Augen ja dauernd in beinahe derselben Höhe über dem Boden, und die Sehschärfe wird nicht wie beim Hüpfen durch die ruckartigen Bewegungen beeinträchtigt.[1])

Bei freier Bewegung bedienen sich die meisten Ammern des Hüpfens. *Emberiza calandra* soll dagegen »einen trippelnd-hüpfenden Gang» haben (HEINROTH S. 195), und wenn sie beängstigt wird, läuft

[1]) Schon oben (S. 140) wurde darauf hingewiesen, dass die Bewegungen der drosselartigen Vögel durch eingeschaltete Pausen unterbrochen werden; vielleicht entspringen diese Pausen gerade dem Bedarf nach relativer Ruhe des Sehfeldes, die mit dem Hüpfen viel weniger als mit dem Schreiten vereinbar ist.

auch die Goldammer schnell (auch an einem Käfigvogel konstatiert, vgl. Fig. 2e).

Deutliches Laufen habe ich auch bei einer balzenden *Fringilla montifringilla* notiert. Die Körperhaltung des Vogels war dabei tief geduckt. Auch ein Buchfinkenweibchen, das ich beim Auflesen von Nestmaterial genau beobachtete, rannte dabei immer wieder ziemlich lange Strecken in durchaus typischer Weise.

Die normale Bewegung der Finken (*Fringilla*) ist sehr bezeichnend für die intermediäre Stellung dieser Vögel in bewegungsphysiologischer Hinsicht. Bild 2 d gibt die Spuren von einem Buchfinken wieder. Hüpf- und Schreitschritte wechseln miteinander ab, und für die Hüpfschritte ist es besonders charakteristisch, dass die Füsse nicht nebeneinander treten, sondern dass der eine vorgeschoben wird. Einige Buchfinkenindividuen bewegen sich mehr laufähnlich, andere mehr ausgesprochen hüpfend.

Es ist also deutlich, dass wir die Vögel, die sich mehr regelmässig auf festem Boden bewegen, nicht schlechtweg in »Schreiter» und »Hüpfer» einteilen können, sondern dass wir einen vermittelnden Typus aufstellen müssen. Zu dieser Kategorie habe ich folgende systematische Gruppen gerechnet, wobei natürlich nur die von mir studierten Arten Berücksichtigung finden: 1) Die *Krähenvögel*. Wahrscheinlich ist jedoch der Unglückshäher (*Cractes infaustus*) ein reiner Hüpfer; der Vogel bewegt sich fast ausschliesslich in beinahe meisenartiger Weise in den Bäumen, und ich habe ihn nie auf dem Boden beobachtet. — 2) Die *Turdus*-Arten. — 3) Die *Fringilla* und *Emberiza*-Arten, mit Ausnahme von *Emberiza calandra* (vgl. S. 140). — 4) Die untersuchten *Raubvögel*.

Auch bei dieser Einteilung stösst man natürlich immer noch auf mehr oder weniger unsichere Grenzfälle und graduelle Verschiedenheiten. So ist, wie schon (S. 139) hervorgehoben wurde, die Schneeammer ein Schreiter, aber weniger gewandt als z. B. die Lerchen und Pieperartigen. Herr Dr. P. O. Swanberg, Skara, Schweden, hat mir

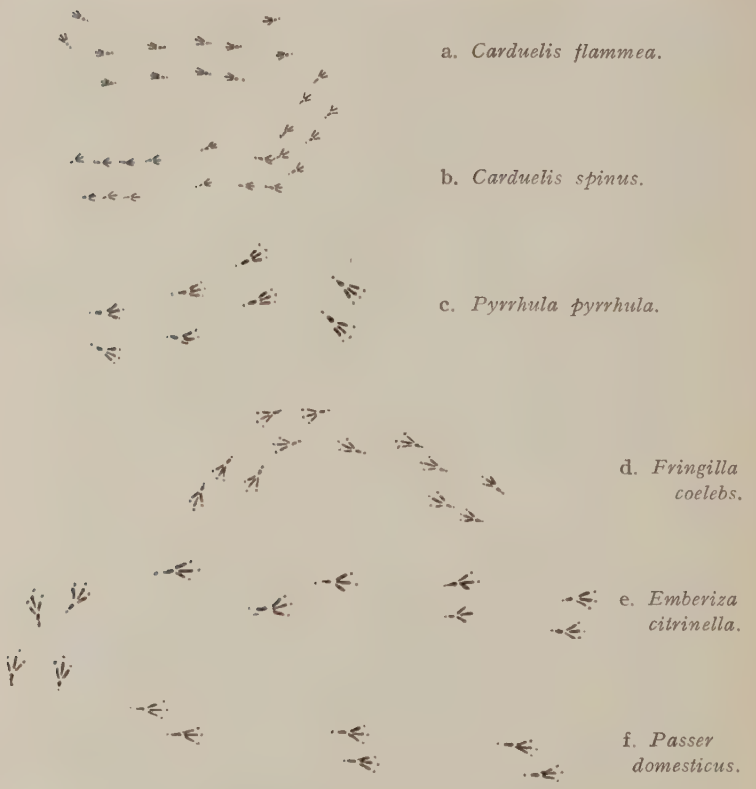


Fig. 2 a—f. $^1/_5$ der natürl. Grösse.

liebenswürdigerweise brieflich mitgeteilt, dass er die Spornammer, die gewöhnlich als Schreiter bezeichnet wird, am Neste hat hüpfen sehen.

Dass die Bewegungsart der Vögel mit ihrer Umwelt in Korrelation steht, ist auffällig genug und kann so zusammengefasst werden, dass das Laufen oder Schreiten denjenigen Vögeln eigen ist, die sich dauernd auf offenem Boden aufhalten, und dass diese Bewegungsart auch von schwereren baumlebenden Vögeln verwendet wird, wenn sie

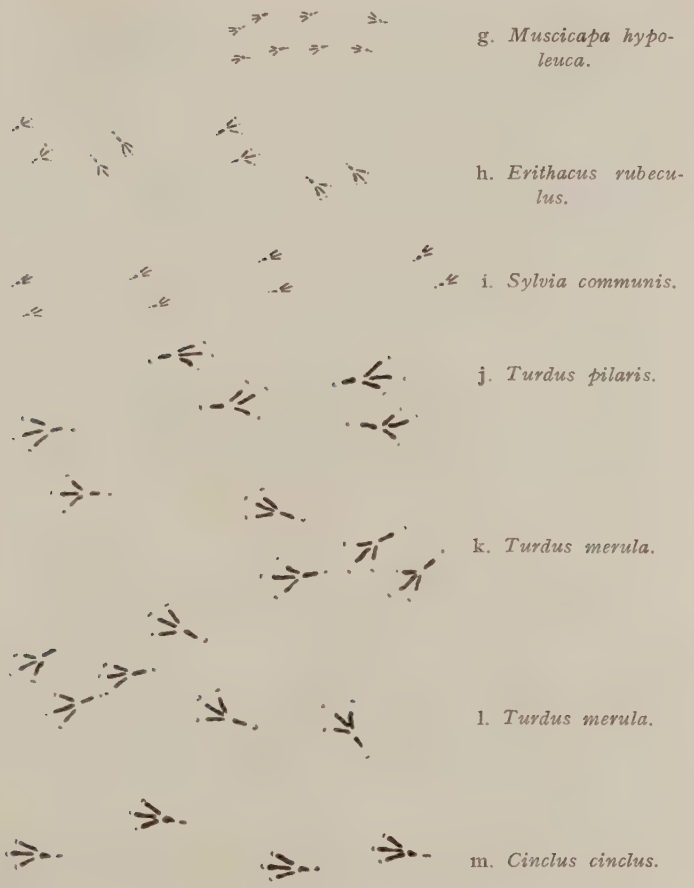


Fig. 2 g—m. $^1/_5$ der natürl. Grösse.

sich auf dem Boden bewegen müssen, während kleine Baumbewohner, sowie solche bodenbewohnende Kleinvögel, die sich »auf hindernisreichem Grund (unter Gebüsch, auf dem Waldboden, im Steingeröll) bewegen müssen» (vgl. STRESEMANN S. 548), Hüpfer sind.

Wie verhält es sich aber mit der anatomischen Grundlage der verschiedenen Bewegungsarten? STOLPE, dem wir die gründlichste Untersuchung über die biologische Anatomie der hinteren Extremitäten der Vögel verdanken, hat sich nicht näher mit der Frage beschäftigt, sagt aber bezüglich der Singvögel:

»bei den extrem verschieden lebenden Formen prägt sich die Anpassung wohl hauptsächlich in den Proportionen der Extremitäten und den damit zusammenhängenden Unterschieden hinsichtlich der Stärke der Muskulatur aus», und weiter

»Eine geringfügige Aenderung in der Anordnung der Muskulatur und des Bandapparates genügt schon, um sie für die eine oder die andere Lebensweise besonders zu befähigen.» (S. 209.)

Auch BÖKER lässt sich nicht näher über das Problem aus. Erwähnung verdient eine von BLECHSCHMIDT herausgegebene Arbeit, die bemerkenswerte Unterschiede in den Proportionen der Zehenphalangen bei bodenrennenden und baumlebenden Vögeln nachweist.

DIE OSTEOLOGISCHE GRUNDLAGE DER BEWEGUNGSTYPEN.

Im *Diagramm* (Beilage) habe ich die *Länge des Oberschenkels* und die *Länge des Laufes*, in % der Rumpfwirbelsäule gemessen, bei den verschiedenen Arten zur Darstellung gebracht. In dieses Diagramm muss man sich noch das Körpergewicht, das für die Bewegungsphysiologie von grosser Wichtigkeit ist, als dritte Koordinate aufgenommen denken.

Das Diagramm zeigt, dass sich die Repräsentanten der drei Typen hinsichtlich der dargestellten Proportionen des Skelettes zum Teil nicht voneinander unterscheiden. Anders ist es auch nicht zu erwarten. Die zu Grunde gelegten Skelettmasse beleuchten die physiologisch-mechanischen Verhältnisse nur sehr unvollkommen. Es wurde schon erwähnt, dass ich davon absehen musste, die wirklichen physiologischen Längen der einzelnen Glieder zu messen (S. 137); die Muskelanatomie ist nicht berücksichtigt, obwohl die Stärkeverhältnisse der

verschiedenen Muskeln und ihre Wirkungsmomente sowie die Ligamente natürlich gleich bedeutungsvoll wie die osteologischen Verhältnisse sein können. Weiter zeugt die Labilität des Bewegungstypus bei gewissen Vögeln (vgl. S. 140) davon, dass verschiedene Bewegungsarten von derselben anatomischen Konstruktion geleistet werden können. Unter solchen Umständen ist es natürlich, dass der Bewegungsablauf sich bei verschiedenen, einander anatomisch ähnlichen Arten *nervenphysiologisch in Korrelation zu der normalen Umwelt des Vogels bei verschiedenen Arten in verschiedener Weise fixiert haben kann.*

Immerhin scheinen mir folgende Prinzipien hervorzutreten:

1. Unter den *Passeres* zeichnen sich die *meist ausgesprochenen Hüpfer* (*Erithacus, Oenanthe, Saxicola, Sylvia* u. a.) durch *sehr lange Beine* aus. Ziemlich wesentlich scheint es zu sein, dass der Oberschenkel im Verhältnis zur Rumpfgrösse lang ist. Dies kommt in der Reihe der Krähenvögel, die sich gemäss ihres grossen Körpergewichtes auf dem Boden hauptsächlich schreitend bewegen, zum Ausdruck: *Cractes, Pica* und *Garrulus*, die sehr lange Femora haben, hüpfen ausgezeichnet (*Cractes* vielleicht ausschliesslich?). Andererseits ist bei ganz kleinen Vögeln (*Regulus, Troglodytes*) das Hüpfen auch mit relativ kurzen Femora möglich; die Schwere muss eben immer als Faktor in Erinnerung behalten werden.

Auch bei Gruppen, die systematisch weit von den *Passeres* abstehen, scheinen, soweit das kleine von mir untersuchte Material Schlussfolgerungen gestattet, lange Femora für das Hüpfen wesentlich zu sein. Die Raubvögel, die ungewöhnlich lange Femora haben, können kräftige Sprünge machen (vgl. S. 139). Von den Papageien sind nur die *Loris* als Hüpfer bekannt (Finn S. 15), und unter den von mir untersuchten Arten hat *Lorius* einen verhältnismässig langen Oberschenkel. Hierin wird *Lorius* zwar von *Platycercus eximius* bei weitem überholt. Die »Platycercidae» sind wohl von allen Papageien am meisten dem Leben auf dem Boden angepasst, haben sich aber als Steppenbewohner zu Läufern ausgebildet. — Auch *Cuculus canorus*, der sich auf dem Boden hüpfend bewegt, hat einen langen Oberschenkel; leider habe ich keine Repräsentanten der laufenden Kuckucksformen untersuchen können.

Die hüpfende Bewegung der Spechte, die sehr kurze Beine haben, ist dem Klettern an lotrechten Baumstämmen angepasst und ist, wie später (S. 149) nachgewiesen werden soll, durch eine Arbeitsverteilung der Extremitätenglieder ausgezeichnet, die sich stark von der Bewegungsmechanik bei den anderen Hüpfern unterscheidet. Auf ebenem Boden ist ihre Bewegung deshalb sehr mangelhaft.

2. *Die typischen Renner unter den Passeres* (*Alaudidae, Motacillidae, Cinclus*) haben überhaupt *kürzere Oberschenkel* als diejenigen Hüpfer, mit denen sie in bezug auf relative Beinlänge übereinstimmen.

3. Die Vogelgruppen, die bewegungsphysiologisch eine vermittelnde Stellung einnehmen (*Frigillidae, Turdus*-Arten, vgl. S. 141) und bei denen die Bewegungsart offenbar labil ist, sind auch anatomisch wenig extrem ausgebildet.

4. Sehr kurze Beine, teilweise mit relativer Kürze des Femurs kombiniert, zeichnen solche *Passeres* aus, die sich nur schwerfällig zu Fuss bewegen: *Bombycilla, Muscicapa striata, Pyrrhula, Pinicola, Carduelis.*

5. Auf das Diagramm Bezug nehmend, können wir zusammenfassend sagen, dass die Punktscharen, welche die typisch hüpfenden resp. laufenden Vögel repräsentieren, sich um Linien, die einander kreuzen, gruppieren. Bei den Vögeln, *die sich gewöhnlich hüpfend bewegen oder jedenfalls gut hüpfen können, herrscht im grossen und ganzen direkte Proportionalität zwischen der Länge des Oberschenkels und der Länge des Laufes* (mit der Länge der Rumpfwirbelsäule als Einheit gemessen): Kurzes Femur — kurzer Tarsus, langes Femur — langer Tarsus.

Bei den *obligaten Rennern besteht dagegen eine umgekehrte Proportionalität des Oberschenkels und des Laufes:* Kurze Femora sind mit langen Tarsen verbunden (*Gressores, Grues, Tringa nebularia* und *totanus, Numenius*), lange Femora hinwieder mit kurzen Tarsen (*Galli, Columbae, Crex, Scolopax, Erolia*). Die ersteren gehören zu dem sog. »Stelzvogeltypus», bei dem Unterschenkel und Lauf beim Stehen kaum einen Winkel miteinander bilden und das Intertarsalgelenk wie auch das Kniegelenk auf die Lotlinie des Körperschwerpunktes fällt (Fig. 5). Bei den letzteren Arten bilden, ganz wie bei den

Hüpfern, Unterschenkel und Lauf miteinander einen Winkel von weniger als 180°.

Diese Regel hat aber mehrere Ausnahmen; diese sind teils Vögel, die sich mehr oder weniger schwerfällig zu Fuss bewegen, wie die Möwen- und Entenvögel, teils aber gute Renner, wie die grossen »Ratiten», die jedoch durch ihr aussergewöhnliches Körpergewicht aus der Reihe fallen.

DIE BEDEUTUNG DER LÄNGEVERHÄLTNISSE DER EXTREMITÄTENABSCHNITTE FÜR DIE FÄHIGKEIT ZUM HÜPFEN UND LAUFEN.

1. *Das Hüpfen.* Die Regel der positiven Korrelation zwischen Femur- und Lauflänge weist darauf hin, dass beide beim Sprung zusammenarbeiten und dass diese Zusammenarbeit eine Proportionalität zur Voraussetzung hat.

Beim Absprung soll dem Körper ein *Bewegungsimpuls in die Richtung vorwärts - schief nach oben* zuerteilt werden, um ihn in der Bahn eines Wurfgeschosses eine verhältnismässig lange Strecke überwinden zu lassen. Ein Blick auf nebenstehendes Bild (Fig. 3) macht es auch ohne weiter klar, dass *dieses Impuls in erster Linie durch Femur und Tarsus geliefert werden muss;* der Unterschenkel, dessen Längsachse mit der Bewegungsrichtung viel näher zusammenfällt, wird hauptsächlich nur die Rolle eines Pistons spielen.

Diese auf Grund der anatomischen Betrachtung gewonnenen Schlussfolgerungen stimmen vollkommen mit den Resultaten Hirsch's über die physiologische Mechanik des Froschsprunges überein und erhalten dadurch eine indirekte Bekräftigung. Hirsch konnte durch eine dynamische Analyse des Froschsprunges feststellen,

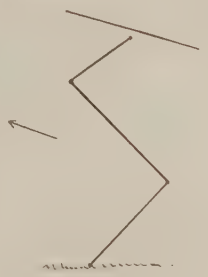


Fig. 3.

»dass dem Körper *zwei* Impulse erteilt werden, *dass sich also zwei Muskelgruppen zeitlich nacheinander am Absprung beteiligen.*

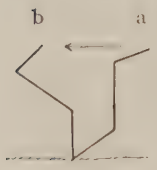


Fig. 4.

Über deren Lokalisation kann kein Zweifel herrschen: Die erste, ausserordentlich leistungsfähige, wird von den Mm. tensores femoris et cruris gebildet, während die zweite, deren Leistung hinter der der anderen weit zurücktritt und zeitlich mit der Streckung des Fusses zusammenfällt, sich aus den Mm. tensores plantae pedis zusammensetzt.» (S. 47—48.)

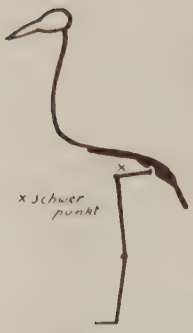


Fig. 5.

2. *Das Schreiten.* Bei der Bewegung mit wechselweisen Schritten braucht dem Körper *keine nennenswerte nach oben gerichtete Bewegungskomponente* erteilt zu werden. Dementsprechend steht die Effektivität der Bewegung nicht in positiver Korrelation zu der Länge des Femurs und des Tarsus; der Unterschenkel gewinnt eine aktivere Rolle im Bewegungsablauf als beim Hüpfen.

Der Sinn der umgekehrten Längenproportionalität des Oberschenkels und des Laufes bei den schreitenden oder laufenden Vögeln dürfte erstens darin zu erblicken sein, dass diese beiden Abschnitte des Beines füreinander vikariieren können, wie an der Hand von Fig. 4 schematisch erläutert sei. Das Bild zeigt die extremen Stellungen des Bewegungsablaufes des »Stützbeines» von dem Augenblick an, in dem es den Boden berührt, bis zum Moment, in dem es den Boden verlässt. Wenn wir die Winkel der Extremitätenabschnitte relativ zum Boden ins Auge fassen, finden wir, dass die *Winkelveränderungen des Oberschenkels und des Laufes den Körperschwerpunkt hauptsächlich heben, diejenigen des Unterschenkels dagegen den Körperschwerpunkt senken.*[1]) Nun ist es eine kraftökonomische Forderung, die Hebung und Senkung des Körperschwerpunktes beim Gehen tunlichst einzuschränken, und in dieser Hinsicht können *Oberschenkel und Lauf als Gegenspieler*

[1]) Wie Stolpe (S. 193—194) nachweist, fällt zwischen die Stadien a und b ein Moment, in dem der Oberschenkel einen noch kleineren Winkel mit der Waagerechten als in a bildet, um einer durch die Bewegungen vom Laufe und Unterschenkel bewirkten Hebung des Schwerpunktes entgegenzuwirken.

des Unterschenkels füreinander eintreten. Zweitens dürfte die Kürze des Femurs bei den »Stelzvögeln» damit im Zusammenhang stehen, dass bei ihnen in der Ruhe der Unterschenkel und der Lauf ziemlich lotrecht gehalten werden, wodurch das Wirkungsmoment des Körperschwerpunktes nicht nur in bezug auf das Kniegelenk, wie bei allen Vögeln, sondern auch in bezug auf das Intertarsalgelenk sehr unbedeutend wird, indem beide Gelenke auf die Lotlinie des Schwerpunktes gebracht werden (vgl. Fig. 5); ein übermässig langes Femur würde sie natürlich vor diese Linie bringen.

DIE BEWEGUNG DER SPECHTE.

Die hochspezialisierte Bewegungsart der Spechte ist selbstverständlich für die biologisch-anatomische Forschung ein angemessenes Problem gewesen. Das Interesse hat sich aber vornehmlich an die Funktion des Schwanzes und der Zehen geknüpft. Stolpe erwähnt, dass es ihm nicht gelungen sei, die Kletterbewegung genau zu analysieren, und Steinbacher berührt die Mechanik des Emporhüpfens nur in ganz allgemeinen Worten (S. 262):

»Er wirft sich ruckartig hoch, indem er die Beine streckt, und nähert dabei den Körper dem Stamm, schlägt die Krallen wieder ein und drückt den Schwanz gegen den Stamm.»

Beiden Forschern ist es aufgefallen, dass der Körper beim Hochschnellen nicht vom Stamm abgestossen wird.

Die selbstverständliche Notwendigkeit, am Stamm zu bleiben und sogar dem Körper beim Hochhüpfen eine gegen den Stamm gerichtete Bewegungskomponente zu erteilen, um dadurch die zum Einschlagen der Krallen notwendige Kraft zu gewinnen, zwingt bei den Spechten den einzelnen Extremitätenabschnitten eine Rolle auf, die sich von dem Bewegungsablauf bei den auf ebenem Boden hüpfenden Arten grundsätzlich unterscheidet. *Bei den Spechten können Oberschenkel und Lauf unmöglich den Körper hochschleudern,* denn sie würden gleichzeitig den Körper vom Stamm abstossen (Fig. 6 c). Deshalb muss *der Unterschenkel die führende Rolle als*

Fig. 6.

Propulsationszentrum übernehmen. Dieser neuen Aufgabe hat sich auch der Unterschenkel angepasst, aber natürlich nicht durch Verlängerung, die ja den Körper in unvorteilhafter Weise weit vom Stamm bringen würde, sondern im Gegenteil durch Verkürzung. Wie ein Blick auf Tab. 2, Spalte 7 zeigt, ist die relative Totallänge des Beines bei den Spechten sehr klein, mit allen anderen an das Baumleben mehr oder weniger angepassten Vögeln ausser den Papageien verglichen. Aber auch die relative Länge des Unterschenkels, in % der Totallänge des Beines gemessen (Tab. 2, Spalte 2), zeugt von einer gewissen Tendenz zur Verkürzung gerade dieses Abschnittes.

Dank seiner Kürze kann der Unterschenkel in eine Lage, die mit dem Stamm einen Winkel von etwa 90° einschliesst, gebracht werden, ohne dass der Körper dadurch übermässig weit vom Stamm abgedrängt wird; in der Tat liegt die Verbindungslinie der Intertarsalgelenke dabei ganz dicht vor dem Brustbeinkamm. In dieser Lage kann der Unterschenkel in sehr vorteilhafter Weise das Emporhüpfen bewirken und kann zugleich den gegen den Stamm gerichteten Bewegungsimpuls wenigstens teilweise liefern. Die hauptsächliche Kraftquelle ist wohl der *M. tibialis anticus*, der das Intertarsalgelenk beugt und dabei den Körper sozusagen an den Kniegelenken hängend hochschleudert und ihm auch eine gegen den Stamm gerichtete Bewegungskomponente erteilt. Dieser Muskel ist auch, wie Stolpe (S. 213) hervorhebt, sehr kräftig und wirkt mit langem Hebelarm auf das Intertarsalgelenk ein. Die Läufe werden, wie Stolpe richtig bemerkt, stets dem Stamme parallel geführt. Der Oberschenkel bleibt wahrscheinlich bei der Bewegung ziemlich passiv, könnte vielleicht sogar durch Dorsalflexion (Verkleinerung des Winkels zwischen Femur und dem präacetabulären Teil der Wirbelsäule) zur Bewegung gegen den Stamm beitragen, und zieht wahrscheinlich

im Momente des Vorschnellens des Unterschenkels die Füsse und Läufe durch eine entsprechende Bewegung vom Stamm weg.

Leider habe ich keine Möglichkeit gehabt, die Lageverhältnisse der vom Federkleide verborgenen Extremitätenabschnitte durch Röntgendurchleuchtung gekäfigter Spechte zu studieren. Aber schon die Aufnahmen Heinroths (z. B. Bunttafel LI, Nr. 8 und Phototafel 107, Nr. 8—9, in Umriss in Fig. 6 a—b wiedergegeben) zeigen ganz deutlich die sehr stark vorwärts verschobene Lage des Intertarsalgelenkes.

Die Vorstellung von der Haltung der Abschnitte des Beines und vom Bewegungsablauf, die Scharnke entwickelt, ist entschieden unrichtig. Auch wenn Steinbacher vom Strecken der Beine beim Hochwerfen des Körpers spricht, gibt das ein ziemlich irreführendes Bild der Bewegung.

Der *Baumläufer* (*Certhia*) zeigt auch osteologisch eine bemerkenswerte Konvergenz zu den Spechten, indem die relative Unterschenkellänge extrem klein ist (vgl. Tab. 2).

DIE PROPORTIONSVERHÄLTNISSE DES BEINES ALS ANPASSUNGSMERKMALE.

Wenn man die Zahlen der Tabellen durchmustert, drängt sich einem der Eindruck auf, dass die Differenzen auch zwischen den bewegungsphysiologisch stark verschiedenen Typen der *Passeres* hinsichtlich der gemessenen Längenverhältnisse eigentlich nicht sehr gross sind. Wenn wir annehmen, dass die Lebensverhältnisse einer gewissen Tiergruppe die ihr angemessenen anatomischen Konstruktionen aufzwingen, dadurch, dass selektiv die besser angepassten Mutanten über die schlechter angepassten die Oberhand gewinnen, können wir also die Schlussfolgerung ziehen, dass die Selektion hinsichtlich der biologischen Konstruktionen der hinteren Extremitäten an recht geringfügigen mutativen Veränderungen schon Angriffspunkte finden kann. Andererseits können die bewegungsphysiologischen Verhältnisse der hinteren Extremitäten den Vögeln die Ausnutzungsmöglichkeit des Nahrungsraumes stark einschränken (vgl.

P. Palmgren 1932, 33, 36). In dieser Hinsicht ist die biologische Anatomie der hinteren Extremitäten für die Ökologie der Vögel von weit grösserer Bedeutung als die Ausbildung der Flügel. Die Luft ist homogen; wenn wir von den verhältnismässig wenigen Formen absehen, die ihrer Nahrung in spezialisiertem Fluge (Schnellflug der Schwalben und Raubvögel, Schwirrflug der Kolibris usw.) habhaft werden, und unsere Betrachtungen auch nicht auf die Risikomomente ausdehnen, die den Vögeln auf den Wanderungen drohen, so müssen wir sagen, dass die verschiedene Ausbildung des Flugvermögens nicht von grossem Belang für die alltägliche Lebensführung der Vögel ist. Das feste Substrat dagegen ist schier unerschöpflich vielgestaltig und räumlich und zeitlich veränderlich; und die meisten Vögel suchen ihre Nahrung zu Fuss. Aus diesen Gesichtspunkten gesehen gewinnen die in dieser Studie behandelten Probleme vielleicht eine gewisse allgemeinere Bedeutung.

Leider habe ich wenig Möglichkeiten gehabt, aussereuropäische Formen in die Untersuchung einzugliedern. Mein Material stammt also aus recht wenigen Verwandtschaftskreisen. Das führt ein Unsicherheitsmoment in das Aufsuchen der reinen Anpassungsmerkmale ein. Es wäre deshalb von grossem Interesse, entsprechende Messungen an aussereuropäischen Vogelgruppen zu erhalten, in denen die entsprechenden biologischen Typen durch Arten ganz anderer Verwandtschaftskreise repräsentiert sind.

ZITIERTE LITERATUR.

Blechschmidt, H., 1929, Messende Untersuchungen über die Fussanpassungen der Baum- und Laufvögel. Gegenbaurs morphol. Jahrb. 61: 517—547.

Böker, H., 1935, Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. I. Jena.

Finn, F., Bird Behaviour. London.

Hartert, E., 1910—22, Die Vögel der paläarktischen Fauna. I—III. Berlin. (Nebst Ergänzungsheften.)

Heinroth, O. und M., 1924—28, Die Vögel Mitteleuropas. I. Berlin.

Hirsch, W., 1931, Zur physiologischen Mechanik des Froschsprunges. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 15: 1—49.

Palmgren, P., 1932, Zur Biologie von Regulus r. regulus (L.) und Parus atricapillus borealis Selys. Eine vergleichend-ökologische Untersuchung. Acta Zool. Fennica 14: 1—113.

—»— 1933, Über die Leistungsfähigkeit der hinteren Extremitäten bei *Muscicapa s. striata* (Pall.) und *Hippolais icterina* Baldenst. sowie ihre Einwirkung auf die Ökologie dieser Arten. Ornis Fennica 10: 19—27.

—»— 1936, Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fusses bei einigen Kleinvogelarten. Ibidem 13: 53—58.

Peters, J. L., 1931 & 34, Check-list of birds of the world. I—II. Cambridge.

Reichenow, A., 1913—14. Die Vögel. I—II. Stuttgart.

Scharnke, H., 1930, Physiologisch-anatomische Studien am Fuss der Spechte. Journal f. Ornithologie 78: 308—327.

Steinbacher, G., 1935, Funktionell-anatomische Untersuchungen an Vogelfüssen mit Wendezehen und Rückzehen. Journal f. Ornithologie 83: 214—282.

Stolpe, M., 1932, Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel. Journal f. Ornithologie 80: 161—247.

Stresemann, E., 1934, Aves. Handbuch der Zoologie Bd. 7, 2. Hälfte.

Catalogue of birds of the Americas. II—VII. Field Mus. of Nat. Hist. Zool. Series Vol. XIII. Chicago. 1918—1934.

TABELLE 1.

Länge der Extremitätenabschnitte in mm.

		Ober-Schenkel	Unter-Schenkel	Lauf	Gesamtlänge des Beines	Länge der Rumpfwirbelsäule	Skelettierte	Alkoholmaterial	
Passeres.									
Corvidae.	Corvus frugilegus	48,6	81,9	52,9	183,4	80,0	2		
	cornix	54,3	90,4	58,8	203,5	85,2	2		
	Coloeus monedula	37,2	66,0	44,0	147,2	60,4	1		
	Pica pica	40,5	64,0	44,7	149,2	60,3	3		
	Nucifraga caryocatactes	35,4	55,8	37,8	129,0	53,3	4		
	Garrulus glandarius	35,6	55,8	38,8	130,2	54,2	2		
	Cractes infaustus	32,0	52,2	37,4	121,6	43,0	3		
Sturnidae.	Sturnus vulgaris	25,6	43,9	28,6	98,1	44,3	3		
	Sturnopastor jalla	27,2	46,2	31,9	105,3	44,7	1		
	Acridotheres cristatellus	31,2	52,9	37,1	121,2	49,0	2		
	»Pastor griseus»	30,9	54,2	37,6	122,7	48,4	1		
Fringillidae.	Carduelis carduelis	13,6	23,4	13,9	50,9	24,4	1		
	spinus	12,4	21,1	13,4	46,9	22,1	5		
	cannabina ...	14,7	24,2	15,7	54,6	25,5	3		
	flammea	13,5	21,3	13,6	48,4	21,6	1	1	
	Pyrrhula pyrrhula	18,6	29,3	16,8	64,7	31,0	1		
	Pinicola enucleator	22,8	35,2	20,7	78,7	37,1	5		
	Loxia curvirostra	18,2	28,2	15,1	61,5	30,8	2		
	Fringilla coelebs	16,3	27,7	18,1	62,1	27,1	3		
	montifringilla .	15,8	27,9	17,9	61,6	26,9	4		
	Passer domesticus	18,7	28,7	18,8	66,2	31,2	2		
	Emberiza calandra	21,4	33,8	22,8	78,0	36,2	1		
	citrinella	18,1	30,0	19,3	67,4	30,6	2		
	hortulana ...	17,3	28,3	19,2	64,8	29,1	3		
	schoeniclus ...	16,0	27,0	18,5	61,5	27,2	1	1	
	rustica	14,8	25,8	17,7	58,3	28,0		1	
	Calcarius lapponicus ...	17,1	28,4	19,8	65,3	29,7		2	
	Plectrophenax nivalis ...	19,1	30,7	20,5	70,3	31,9	1		
	Serinus canaria	14,6	25,4	16,9	56,9	25,3	2		
Alaudidae.	Lullula arborea	16,0	28,4	21,6	66,0	29,7	1		
	Alauda arvensis	18,7	31,2	23,1	73,0	31,7	5		
Motacillidae.	Anthus trivialis	16,8	30,5	21,9	69,2	29,5	3		
	pratensis	16,2	28,5	20,9	65,6	28,1	3		
	campestris	17,6	31,9	25,0	74,5	?	1		
	Motacilla flava	16,0	29,8	21,2	67,0	27,1	3		
	alba	16,3	30,9	22,3	69,5	27,8	4		
Certhiidae.	Certhia familiaris	10,6	18,0	15,5	44,1	19,9	2	2	
Sittidae.	Sitta europaea	16,1	27,3	18,4	61,8	26,7	1		

		Schenkel: Ober-	Schenkel: Unter-	Lauf	Gesamtlänge des Beines	Länge der Rumpfwirbelsäule	Skelettierte	Alkoholmaterial
Paridae.	Parus major	14,3	26,5	18,6	59,4	24,6	2	3
	caeruleus	11,9	23,1	17,0	52,0	20,0		2
	ater	11,2	22,1	15,8	49,1	17,9	1	2
	cristatus	12,6	23,6	17,7	53,9	20,1	2	3
	atricapillus	12,6	22,7	15,9	51,2	20,7	1	5
	cinctus	13,5	24,0	16,5	54,0	21,2		3
	Aegithalos caudatus	11,1	22,5	17,1	50,7	18,6		2
	Regulus regulus	9,8	20,7	16,9	46,9	16,2		3
Bombycillidae.	Bombycilla garrulus	23,0	35,4	19,2	77,6	41,8	5	
Muscicapidae.	Muscicapa striata	13,7	23,3	15,0	52,0	25,3	1	2
	hypoleuca	13,0	23,4	16,5	52,9	21,8	1	1
Sylviidae.	Hippolais icterina	15,9	27,7	21,1	64,7	25,4		2
	Phylloscopus trochilus	12,9	24,8	19,0	56,7	20,5	2	3
	Sylvia nisoria	19,8	34,7	25,4	79,9	30,3	1	
	borin	16,6	28,1	20,3	65,0	25,8	1	2
	atricapilla	16,9	28,8	21,0	66,7	22,9	1	
	communis	16,5	29,3	21,4	67,2	25,2		1
	curruca	14,2	26,3	18,7	59,2	22,5	1	2
Turdidae.	Turdus pilaris	28,4	47,6	32,5	108,5	45,7	2	
	viscivorus	28,0	48,2	33,2	109,4	48,2	1	
	ericetorum	25,5	43,7	31,0	100,2	39,3	4	
	musicus	24,3	42,0	29,1	95,4	39,5	1	1
	torquatus	29,3	50,1	34,2	113,6	48,3	2	
	merula	29,0	47,5	34,0	110,5	46,0	1	
	Oenanthe oenanthe	17,3	33,3	26,2	76,8	27,1	5	
	Saxicola rubetra	15,8	30,2	22,6	68,6	23,4	2	
	Luscinia calliope	18,7	35,5	29,5	83,7	28,8		1
	Erithacus rubeculus	15,9	31,1	24,8	71,8	23,5	2	
Troglodytidae.	Troglodytes troglodytes	11,8	22,4	17,2	51,4	20,1		1
Cinclidae.	Cinclus cinclus	21,9	39,8	29,0	90,7	44,1		2
Hirundinidae.	Hirundo rustica	13,3	20,4	10,8	44,5	26,6	1	
Pici.	Picus canus	28,4	39,5	25,3	93,2	52,8	2	
	viridis	32,1	45,5	30,8	108,4	65,0	1	
	Dryobates major	23,8	36,1	23,8	83,7	46,1	3	
	medius	22,8	35,3	22,5	80,6	44,0	1	
	leucotus	26,6	37,2	24,6	88,4	48,6	3	
	minor	16,0	23,2	14,5	53,7	29,6	1	
	Picoides tridactylus	23,8	31,7	20,4	75,9	40,3	2	
	Dryocopus martius	41,5	54,2	36,8	132,5	72,6	1	
Upupae.								
Bucerotidae.	Buceros convexus	59,2	83,9	48,4	191,5	100,8	1	
	♀ sp.	56,8	77,8	43,7	178,3	101,2	1	

		Lauf: Ober-Schenkel	Lauf: Unter-Schenkel	Lauf	Gesamtlänge des Beines	Länge der Rumpfwirbelsäule	Skelettierte	Alkoholmaterial
Psittaci.	Lorius domicella	35,0	51,8	18,5	105,3	56,6	1	
	Cacatua moluccensis	63,2	94,0	25,2	182,4	109,7	1	
	» »cristata»	52,9	80,2	25,5	158,6	88,5	1	
	Lophochroa sulphurea	44,0	63,9	16,8	124,7	77,3	1	
	Platycercus eximius	31,0	48,5	20,4	99,9	44,5	1	
	Loriculus ruber	35,1	48,5	17,7	101,3	63,9	1	
	Palaeornis sp.	28,5	40,1	12,3	80,9	45,4	1	
	Amazona ochrocephala	40,2	57,0	15,6	112,8	69,0	1	
	farinosa	52,0	72,0	20,5	144,5	91,0	1	
	Ara macao	62,6	86,0	29,2	177,8	125,5	1	
	Conurus mitratus	24,2	37,7	11,2	73,1	42,6	1	
Cuculi.	Cuculus canorus	29,0	38,7	18,5	86,2	45,3	1	
Accipitres.	Buteo lagopus	75,8	95,5	63,9	235,2	103,1	1	
	Accipiter gentilis	84,5	113,1	83,9	281,5	112,8	1	
	nisus	51,6	71,5	60,9	184,0	67,4	1	
	Falco peregrinus	70,4	88,5	49,0	207,9	98,6	1	
Gressores.								
Ardeidae.	Ardea cinerea	88	218	164	470	143	1	
	Leucophoyx thula	59	133	87	279	103	1	
Ciconidae.	Ciconia ciconia	89	240	201	530	174	2	
	» capillata	112	345	268	725	205	1	
Plegadidae.	Plegadis falcinellus	53	119	82	254	100	1	
	Ibis ordi	48	103	73	223	96	1	
	Platalea leucorodia	75	180	161	416	141	1	
Phoenicopteri.	Phoenicopterus sp.	92	374	345	811	168	1	
Anseres.	Anser fabalis	80	136	74	290	196	1	
	Branta bernicla	58	104	58	220	142	1	
Laro-limicolae.								
Laridae.	Larus canus	41,1	82,0	48,6	171,7	81,5	1	
	argentatus	65,6	121,2	67,2	254,0	130,8	1	
	fuscus	49,8	98,0	61,0	208,8	103,8	1	
	marinus	61,4	114,4	66,7	242,5	130,1	1	
	hyperboreus	65,9	123,4	65,4	254,7	125,0	1	
	ridibundus	33,5	68,8	40,7	143,0	63,8	1	
	Sterna hirundo	24,3	40,8	19,2	84,3	56,6	2	
Haematopodidae.	Haematopus ostralegus	44,0	80,0	47,4	171,4	89,4	3	
Charadriidae.	Vanellus vanellus	36,9	69,6	45,7	152,2	60,5	3	
	Eudromias morinellus	29,2	52,6	34,1	115,9	48,2	3	
	Charadrius hiaticula	22,2	41,5	23,5	87,2	41,1	1	
	dubius	19,8	37,8	22,8	80,4	33,5	4	
Scolopacidae.	Tringa glareola	28,0	53,0	34,5	115,5	46,8	1	
	ochropus	26,8	51,3	34,5	112,6	49,3	1	

		Schenkel: Ober-	Schenkel: Unter-	Lauf	Gesamtlänge des Beines	Länge der Rumpfwirbelsäule	Skelettierte	Alkoholmaterial
	totanus	28,9	63,7	48,8	141,4	57,5	3	
	nebularia	32,9	74,5	57,4	164,8	62,7	3	
	Actitis hypoleucos	23,8	39,5	24,1	87,4	40,0	1	
	Limosa lapponica	38,7	78,3	52,6	169,6	68,7	1	
	Numenius arquatus	55,1	103,9	76,5	235,5	108,9	2	
	phaeopus	45,8	81,1	54,9	181,8	87,7	1	
	Arenaria interpres	27,6	46,0	25,4	99,0	50,2	3	
	Capella gallinago	30,5	51,7	33,4	115,6	52,5	1	
	Lymnocryptes minima	25,8	41,2	23,2	90,2	41,6	1	
	Scolopax rusticola	44,4	63,5	35,5	143,4	70,4	4	
	Philomachus pugnax	36,5	74,4	51,0	161,9	60,8	1	
	Erolia alpina	21,2	40,5	24,0	85,7	36,8	1	
	ptilocnemis	24,9	43,3	23,0	91,2	45,0	4	
Grues.	Grus grus	120	277	234	631	237	2	
Ralli.	Crex crex	45,7	59,4	37,1	142,2	71,6	2	
Columbae.	Columba livia	39,9	56,7	28,4	125,0	67,3	3	
	Turtur turtur	28,2	38,1	19,7	86,0	48,6	1	
Galli.								
Tetraonidae.	Tetrao urogallus	110,5	137,9	64,2	312,6	177,8	2	
	Lyrurus tetrix	77,0	93,7	44,1	214,8	130,3	1	
	Bonasa umbellus	58,2	77,3	39,2	174,7	81,5	1	
	Tetrastes bonasia	50,5	66,5	32,8	149,8	80,3	1	
	Lagopus lagopus	60,7	76,7	36,5	173,9	92,5	3	
	mutus	55,6	67,4	33,4	156,4	90,6	1	
Phasianidae.	Lophortyx californica	40,1	55,6	29,3	125,0	56,2	2	
	Gallus domesticus	80,6	114,5	78,0	273,1	127,3	3	
	Numida meleagris	74,6	96,5	60,7	231,8	120,0	1	
Casuarii.								
Dromaeidae.	Dromiceius nov. holland.	160	315	285	760	410	1	
Casuaridae.	Casuarius sp.	150	295	225	670	435	1	
Struthiones.	Struthio camelus	290	525	440	1255	780	1	

TABELLE 2.

Relative Längen der Skelettabschnitte.

		Schenkel in % der Gesamtlängs des Beines			Schenkel in % der Rumpfwirbelsäule			Gesamtlänge des Beines in % der Rumpfwirbelsäule
		Ober-	Unter-	Lauf	Ober-	Unter-	Lauf	
Passeres.								
Corvidae.	Corvus frugilegus	26,5	44,6	28,8	60,8	102,2	66,2	229
	cornix	26,7	44,4	28,9	63,7	106,1	69,2	238
	Coloeus monedula	25,3	44,8	29,9	61,7	109,1	72,9	244
	Pica pica	27,1	42,8	29,9	67,2	106,0	74,2	248
	Nucifraga caryocatactes macrorhynchus	26,5	44,6	28,8	66,5	104,6	70,7	241
	Garrulus glandarius	27,8	42,9	29,6	65,8	104,9	71,6	240
	Cractes infaustus	26,3	42,9	30,8	73,9	120,7	86,3	280
Sturnidae.	Sturnus vulgaris	26,1	44,8	29,2	57,8	99,2	64,5	221
	Sturnopastor jalla	25,8	43,8	30,3	60,8	103,2	69,2	238
	Acridotheres cristatellus	25,7	43,7	30,6	63,7	107,8	75,8	247
	»Pastor griseus»	25,2	44,2	29,6	63,9	111,9	77,7	254
Fringillidae.	Carduelis carduelis	26,7	46,0	27,3	55,7	97,5	57,0	217
	spinus	26,5	45,0	28,5	56,2	95,7	60,7	212
	cannabina	26,9	44,3	28,8	57,7	91,0	59,2	214
	flammea	27,9	44,0	28,1	62,5	98,7	62,9	224
	Pyrrhula pyrrhula	28,7	45,3	26,0	60,0	94,7	54,2	208
	Pinicola enucleator	29,0	44,8	26,3	61,5	94,9	55,9	212
	Loxia curvirostra	29,8	45,9	24,5	59,2	86,9	49,1	199
	Fringilla coelebs	26,2	44,6	29,1	60,2	102,1	66,9	229
	montifringilla	25,6	45,3	29,1	58,8	103,7	66,6	228
	Passer domesticus	28,3	43,4	28,4	60,0	92,0	60,3	212
	Emberiza calandra	27,1	43,6	29,4	59,1	93,5	63,1	215
	citrinella	26,9	44,5	28,6	59,2	98,2	63,2	220
	hortulana	26,7	43,7	29,6	59,6	97,4	66,1	222
	schoeniclus	26,0	43,9	30,1	58,9	99,4	68,0	226
	rustica	25,4	44,2	30,3	52,9	92,3	63,3	208
	Calcarius lapponicus	26,2	43,5	30,3	57,8	95,7	66,7	220
	Plectrophenax nivalis	27,4	44,0	28,5	60,0	96,3	64,3	220
	Serinus canaria	25,7	44,7	29,7	57,8	102,2	66,9	224
Alaudidae.	Lullula arborea	24,2	43,0	32,7	54,0	95,8	72,8	222
	Alauda arvensis	25,6	42,7	31,7	59,0	98,5	72,9	230
Motacillidae.	Anthus trivialis	24,3	44,1	31,7	57,0	96,8	71,3	234
	pratensis	24,7	43,4	31,9	57,7	101,2	74,4	233
	campestris	23,6	42,8	33,7				
	Motacilla flava	23,9	44,5	31,7	59,0	109,9	78,3	247
	alba	23,4	44,5	32,1	58,6	111,0	80,3	250
Certhiidae.	Certhia familiaris	24,1	40,8	35,2	53,3	90,6	77,9	222

		Schenkel in % der Gesamtlänge des Beines			Schenkel in % der Rumpfwirbelsäule			Gesamtlänge des Beines in % der Rumpfwirbelsäule
		Ober-	Unter-	Lauf	Ober-	Unter-	Lauf	
Sittidae.	Sitta europaea	26,0	44,2	29,8	60,3	103,1	69,0	231
Paridae.	Parus major	24,1	44,7	31,3	58,2	107,6	75,7	241
	caeruleus	22,9	44,4	32,7	59,5	115,3	85,0	260
	ater	22,8	45,0	32,2	62,6	123,5	88,3	274
	cristatus	23,4	43,8	32,9	62,7	117,2	88,0	268
	atricapillus	24,6	44,4	31,1	60,8	109,7	76,8	247
	cinctus	25,0	44,4	30,5	63,7	113,1	77,9	254
	Aegithalos caudatus	21,9	44,4	33,7	59,6	121,0	92,0	272
	Regulus regulus	19,8	44,1	36,0	57,4	127,9	104,3	289
Bombycillidae.	Bombycilla garrulus	29,6	46,2	24,7	55,0	84,6	45,9	185
Muscicapidae.	Muscicapa striata	26,3	44,9	28,8	54,2	92,3	59,3	205
	hypoleuca	24,6	44,3	31,2	59,6	107,2	75,7	242
Sylviidae.	Hippolais icterina	24,6	42,8	32,6	62,6	109,0	83,2	254
	Phylloscopus trochilus	22,8	43,7	33,5	63 0	121,0	92,8	276
	Sylvia nisoria	24,7	43,4	31,8	65,4	114,5	83,9	264
	borin	25,5	43,3	31,3	64,4	108,8	78,8	252
	atricapilla	25,4	43,2	31,5	73,9	125,5	91,8	291
	communis	24,6	44,6	31,9	65,5	116,2	85,0	266
	curruca	24,0	44,5	31,6	62,6	116,9	83,2	263
Turdidae.	Turdus pilaris	26,1	43,9	29,9	62,2	104,0	71,2	237
	viscivorus	25,6	43,9	30,5	57,6	99,3	68,4	226
	ericetorum	25,4	43,6	31,0	64,9	111,1	79,0	259
	musicus	25,5	43,0	30,5	61,5	106,2	73,7	241
	torquatus	25,8	44,1	30,1	60,7	103,6	70,8	235
	merula	26,2	43,0	30,7	63,2	103,1	74,0	241
	Oenanthe oenanthe	22,5	43,4	34,1	63,6	122,9	96,8	284
	Saxicola rubetra	23,1	44,0	32,9	67,6	129,0	96,6	293
	Luscinia calliope	22,3	42,4	35,3	64,9	123,1	102,3	290
	Erithacus rubeculus	22,0	43,2	34,8	66,3	129,5	103,2	305
Troglodytidae.	Troglodytes troglodytes	23,2	43,6	33,5	58,7	111,5	85,6	255
Cinclidae.	Cinclus cinclus	24,1	43,9	32,0	49,7	90,3	65,8	205
Hirundinidae.	Hirundo rustica	29,9	45,8	24,3	50,1	76,8	40,6	167
Pici.	Picus canus	30,5	42,4	27,2	53,8	74,7	47,9	176
	viridis	29,6	41,9	28,4	49,4	70,1	47,9	167
	Dryobates major	28,5	43,2	28,4	51,6	78,3	51,6	181
	medius	28.3	43,8	27,9	51,8	80,3	51,2	183
	leucotos	30,1	42,2	27,9	54,8	76,5	50,6	182
	minor	29,8	43,3	27,0	54,0	78,5	49,0	181
	Picoides tridactylus	31,4	41,8	26,9	59,1	78,7	50,7	188
	Dryocopus martius	31,3	40,8	27,7	57,1	74,5	47,7	183
Upupae.								
Bucerotidae.	Buceros convexus	30,9	43,8	25,3	58,6	83,2	48,1	190
	sp.	31,8	43,6	24,5	56,1	76,8	43,2	176

		Ober-Schenkel in % der Gesamtlänge des Beines	Unter-Schenkel in % der Gesamtlänge des Beines	Lauf in % der Gesamtlänge des Beines	Ober-Schenkel in % der Rumpfwirbelsäule	Unter-Schenkel in % der Rumpfwirbelsäule	Lauf in % der Rumpfwirbelsäule	Gesamtlänge des Beines in % der Rumpfwirbelsäule
Psittaci.	Lorius domicella	33,2	48,3	17,6	61,8	91,5	32,7	186
	Cacatua moluccensis	34,6	51,4	13,8	57,6	85,7	23,0	167
	»cristata»	33,4	50,6	16,1	59,8	90,6	28,8	179
	Lophochroa sulphurea	35,3	51,2	13,5	56,9	82,7	21,7	161
	Platycercus eximius	31,0	48,5	20,4	69,7	108,9	45,9	224
	Loriculus ruber	34,6	47,8	17,4	55,0	75,8	27,7	159
	Palaeornis sp.	35,2	49,5	15,2	62,8	88,3	27,1	178
	Amazona ochrocephala	35,6	44,5	13,8	58,3	82,6	22,6	163
	farinosa	35,9	49,8	14,2	57,2	79,2	22,5	159
	Ara macao	35,2	48,4	16,4	50,0	68,5	23,3	142
	Conurus mitratus	33,1	51,6	15,3	57,0	88,7	26,3	172
Cuculi.	Cuculus canorus	33,6	45,0	21,5	64,0	85,4	40,8	190
Accipitres.	Buteo lagopus	32,2	40,6	27,2	73,6	92,5	62,0	228
	Accipiter gentilis	30,0	40,2	29,8	74,8	100,2	74,3	250
	nisus	28,1	38,9	33,1	76,6	106,0	90,4	273
	Falco peregrinus	33,9	42,6	23,5	71,4	89,7	49,7	210
Gressores.								
Ardeidae.	Ardea cinerea	18,7	46,5	34,9	61,5	152,2	114,7	329
	Leucophoyx thula	21,0	47,7	31,3	57,1	130,0	85,2	272
Ciconiidae.	Ciconia ciconia	16,8	45,2	38,0	51,1	137,6	115,8	305
	capillata	15,5	47,6	37,0	54,7	168,2	130,5	353
Plegadidae.	Plegadis falcinellus	20,8	46,7	32,3	53,3	119,4	82,5	256
	Ibis ordi	21,4	46,0	32,5	49,9	107,1	75,8	233
	Platalea leucordia	18,0	43,4	38,8	53,1	127,6	114,2	295
Phoenicopteri.	Phoenicopterus sp.	11,3	46,2	42,5	54,7	222,2	205,5	483
Anseres.	Anser fabalis	27,6	46,9	25,5	40,8	69,4	37,7	148
	Branta bernicla	26,3	47,3	26,3	40,8	73,3	40,8	155
Laro-limicolae.								
Laridae.	Larus canus	23,9	47,8	28,3	50,4	100,5	59,6	210
	argentatus	25,8	47,8	26,4	50,1	92,8	51,2	194
	fuscus	23,9	46,8	29,2	48,3	83,6	58,8	201
	marinus	25,3	47,2	27,5	47,2	88,0	51,2	186
	hyperboreus	25,8	48,4	25,6	52,7	98,8	52,3	204
	ridibundus	23,4	48,2	28,4	52,5	109,2	63,7	224
	Sterna hirundo	28,8	48,5	22,8	43,0	72,2	33,9	149
Haemato-podidae.	Haematopus ostralegus	25,6	46,6	27,6	49,2	89,5	53,0	192
Scolopacidae.	Vanellus vanellus	24,2	45,7	30,0	61,0	125,0	75,4	252
	Eudromias morinellus	25,2	45,3	29,4	60,7	109,1	70,8	240
	Charadrius hiaticula	25,5	47,6	27,0	54,0	100,9	57,2	212
	dubius	24,6	47,1	28,4	59,2	112,0	57,8	240
	Tringa glareola	24,2	45,9	29,9	60,3	113,1	73,7	247
	ochropus	23,8	45,6	30,6	54,3	103,9	70,0	228

VERKÜRZUNGEN IM DIAGRAMM

L. crist. Actitodiheres cristatellus *L. prat.* Anthus pratensis *L. tro.* Anthus trivialis *Ac. gent.* Accipiter gentilis *Ac. nis.* Accipiter nisus *Actitis* Actitis hypoleucos *Tr. canut.* Aegithalos caudatus *Hauaz* Alauda arvensis *Am. tar.* Amazona farinosa *An. cic.* Amazona ochrocephala *Anser* Anser fabalis *Ara* Ara macao *Ardea* Ardea cinerea *Tr. tot.* Arenaria interpres *B. garr.* Bombycilla garrulus *Bonasa* Bonasa umbellus *Branta* Branta bernicla *Buc. c.* Buccros convexus *Buc. sp.* Buccros sp. *C. can.* Carduelis canabina *C. card.* Carduelis carduelis *C. cann.* Corvus cornix *C. cam.* Carduelis flammea *C. frug.* Corvus frugilegus *C. livia* Columba livia *C. mon.* Coloeus monedula *C. sco.* Carduelis spinus *Ca. crist.* Cacatua cristata *Ca. mol.* Cacatua moluccensis *Cac.* Cacicus cassicus *Capella* Capella gallinago *Casuarius* Casuarius sp. *Certhia* Certhia familiaris *Ch. dub.* Charadrius dubius *Ch. mat.* Charadrius hiaticula *Ca. cap.* Cassida capillata *Cic. cic.* Ciconia ciconia *Cinclus* Cinclus cinclus *Conur.* Conurus mitratus *Cracles* Cracles mitanstus *Crex* Crex crex *Cuculus* Cuculus canorus *Buteo* Buteo vulpinus intermedius *D. leu.* Dryobates leucotos *D. maj.* Dryobates major *D. med.* Dryobates medius *D. min.* Dryobates minor *Dromiceius* Dromiceius nov. hollandiae *Dry.* Dryocopus martius *E. cal.* Emberiza calandra *E. citr.* Emberiza citrinella *E. hort.* Emberiza hortulana *E. mol.* Euplomias mormellus *E. rub.* Erithacus rubeculus *E. rust.* Emberiza rustica *E. sch.* Emberiza schoenicius *Er. alp.* Eroda alpina *Er. pt.* Eroda ptilocnemis *Falco* Falco peregrinus *Fr. coel.* Fringilla coelebs *Fr. mont.* Fringilla montifringilla *Gr. glarol.* Garrulus glandarius *Gallus* Gallus domesticus *Grus* Grus grus *H. ostr.* Haematopus ostralegus *Hipp.* Hippolais icterina *Hirund.* Hirundo rustica *Ibis* Ibis ordi *L. arg.* Larus argentatus *L. cal.* Lophortyx californica *L. calliope* Luscinia calliope *L. canus* Larus canus *L. fus.* Larus fuscus *L. hyp.* Larus hyperboreus *Lag.* Lagopus lagopus *L. mar.* Larus marinus *L. min.* Lymnocryptes minima. *L. rid.* Larus ridibundus *L. sulph.* Lophochroa sulphurea *Leu. th.* Leucophoyx thula. *Limosa* Limosa lapponica *Lor. dom.* Lorius domicella *Lor. ru.* Loriculus ruber *Lox.* Loxia curvirostra *Lull.* Lullula arborea *Tyr.* Lyrurus tetrix *M. alba* Motacilla alba *M. flava* Motacilla flava. *M. hyp.* Muscicapa hypoleuca *M. st.* Muscicapa striata *N. arq.* Numenius arquatus *N. car.* Nucifraga caryocatactes *N. phaeop.* Numenius phaeopus *Numida* Numida meleagris *Oenanthe* Oenanthe oenanthe *P. ater* Parus ater *P. caer.* Parus caeruleus *P. can.* Picus canus *P. cinct.* Parus cinctus *P. crist.* Parus cristatus. *P. grs.* = »Pastor griseus». *P. maj.* Parus major *P. nis.* Plectrophenax nivalis *P. tr.* Picoides tridactylus *P. vir.* Picus viridis *Pal. sp.* Palaeornis sp. *Pass.* Passer domesticus *Phoenic.* Phoenicopterus sp. *Ph. pugn.* Philomachus pugnax *Ph. troch.* Phylloscopus trochilus *Pica* Pica pica *Pinic.* = Pinicola enucleator *Platalea* = Platalea leucorodia *Plat. exim.* = Platycercus eximius *Pleg. falc.* Plegadis falcinellus *Pyrrh.* Pyrrhula pyrrhula *Regulus* Regulus regulus *S. atr.* Sylvia atricapilla *S. bor.* Sylvia borin. *S. can.* = Serinus canaria *S. com.* Sylvia communis. *S. cur.* Sylvia curruca *S. nis.* Sylvia nisoria. *Sax. rub.* Saxicola rubetra *Scolopax* Scolopax rusticola *Sitta* Sitta europaea *St. hir.* = Sterna hirundo *St. falla* Sturnopastor falla *Struthio* Struthio camelus *Sturn.* Sturnus vulgaris *T. bon.* Tetrastes bonasia *T. mer.* Turdus merula *T. mus.* Turdus musicus *T. phil.* = Turdus philomelos ericetorum. *T. pil.* Turdus pilaris. *T. torq.* Turdus torquatus *T. urog.* Tetrao urogallus *T. visc.* Turdus viscivorus *Tr. gl.* Tringa glareola. *Tr. ochr.* = Tringa ochropus *Tr. neb.* Tringa nebularia *Tr. tot.* = Tringa totanus *Trog.* Troglodytes troglodytes. *Van.* Vanellus vanellus

ERKLÄRUNG.

● = Hüpfer, ○ = Schreiter, ◕ = Intermediäre Typen, × = Stark abweichende Bewegungstypen (Spechte, Papageien usw.) — Dicke Linie = die Achse, um die sich die Punkte gruppieren, welche die typischen Hüpfer repräsentieren. — Doppelte Linie = die entsprechende Achse für die schreitenden Arten. — Erklärung der Namenverkürzungen nebenstehend.

		Ober-	Unter-	Lauf	Ober-	Unter-	Lauf	Gesamtlänge des Beines in % der Rumpfwirbelsäule
		Schenkel			Schenkel			
		in % der Gesamtlänge des Beines			in % der Rumpfwirbelsäule			
	totanus	20,4	45,0	34,5	50,3	110,5	85,0	246
	nebularia	19,9	45,3	34,8	52,5	118,8	91,6	263
	Actitis hypoleucos	27,3	45,2	27,6	59,5	98,8	60,3	218
	Limosa lapponica	22,8	46,2	31,0	56,3	114,0	76,6	247
	Numenius arquatus	23,2	44,2	32,5	50,6	95,6	70,2	216
	phaeopus	25,2	44,6	30,2	52,3	92,6	62,6	207
	Arenaria interpres	27,9	46,5	25,7	55,0	91,7	50,7	197
	Capella gallinago	26,4	44,7	28,9	58,2	98,4	63,6	220
	Lymnocryptes minima	28,7	45,7	25,7	62,0	98,8	55,8	217
	Scolopax rusticola	30,9	44,3	24,7	63,1	90,3	50,4	204
	Philomachus pugnax	22,5	46,0	31,5	60,0	122,0	51,0	268
	Erolia alpina	24,8	47,3	28,0	58,9	112,3	66,7	238
	ptilocnemis	27,4	47,6	25,2	55,4	96,4	51,2	202
Grues.	Grus grus	19,0	43,8	37,4	50,8	116,5	99,4	268
Ralli.	Crex crex	32,1	46,7	26,1	63,7	83,0	51,8	199
Columbae.	Columba livia	31,8	45,3	22,7	59,3	84,2	42,2	186
	Turtur turtur	32,8	44,3	22,9	58,1	78,4	40,6	177
Galli.								
Tetraonidae.	Tetrao urogallus	35,4	44,0	20,5	62,1	77,7	36,1	176
	Lyrurus tetrix	35,8	43,6	20,5	59,0	71,8	33,7	165
	Bonasa umbellus	33,3	44,3	26,5	71,4	94,8	48,1	214
	Tetrastes bonasia	33,7	44,4	21,9	62,8	82,8	40,8	187
	Lagopus lagopus	34,9	44,1	21,0	65,7	82,9	39,5	188
	mutus	35,5	43,1	21,3	61,4	74,4	36,9	173
Phasianidae.	Lophortyx californica	32,1	44,4	23,4	71,4	99,0	52,2	224
	Gallus domesticus	29,5	41,9	28,5	63,2	90,0	61,2	214
	Numida meleagris	32,2	41,6	26,2	62,1	80,4	50,6	193
Casuarii.								
Dromaeidae.	Dromiceius novae-holland.	21,1	41,5	37,5	39,1	76,9	69,6	185
Casuariidae.	»Casuarius galeatus»	22,4	44,1	33,6	34,5	67,8	51,8	154
Struthiones.	Struthio camelus	23,1	41,8	35,0	37,2	67,4	56,4	161

Psychologische Beobachtungen an einigen Jungvögeln der Gattungen Stercorarius, Larus und Sterna.

Von

Holger Ahlqvist.

Die Lariden-Jungen sind bekanntlich leicht aufzuziehen udngewöhnen sich, auch wenn sie in etwas vorgeschrittenem Alter vonden Eltern getrennt werden, bald an den Pfleger. Mehrmals habe ich einzelne zahme, freifliegende *Larus*- und *Sterna*-Jungen unter Beobachtung gehabt und im Sommer 1936 zog ich mehrere dieser Vögel gleichzeitig auf. In der Schar befanden sich 5 Lachmöven, *Larus ridibundus*, die etwa 4—15 Tage alt aus der Lachmöwenkolonie im Ästuarium des Borgå-Flusses bei der Stadt Borgå genommen wurden, ferner eine etwa 12 Tage alte Mantelmöwe, *Larus marinus*, und eine ebenso alte Silbermöwe, *Larus argentatus*, von den Schären S von Borgå, Emsalö. Schliesslich bot sich mir die Gelegenheit, bei der Zool. Station in Tvärminne die Entwicklung einer etwa 12 Tage alten Raubmöwe, *Stercorarius parasiticus*, weiter zu verfolgen. Die Raubmöwe wurde später mit den übrigen Möwen, die am Seitlax Fjärd, Kirchspiel Borgå, aufgezogen worden waren, zusammengeführt.

Die Vögel wurden anfangs meist in Gehegen am Ufer gehalten, später, als sie schon fliegen konnten, suchten sie die ihnen zusagenden Aufenthaltsorte auf. Es übten insbesondere eine Steinbrücke mit Zementbelag, ein im Wasser liegender grosser Stein und schliesslich eine von dem gegenüber gelegenen Ufer ausgehende, lange Sandbank eine grosse Anziehungskraft auf sowohl die zahmen wie wilden Lariden aus. Sonst sind die Ufer meist flache Wiesenufer und eignen sich mithin nicht als Ruheplätze für Möwen.

Die zwei ältesten Lachmöwen verunglückten bald nach dem Flüggewerden, eine dritte verschwand am 18. VII. mit wilden Möwen

und die zwei jüngsten zogen wahrscheinlich am 28. VII. ab. Die Silbermöwe ertrank am 5. VIII. an einer Fischangel, die Mantelmöwe machte noch am 14. VIII. einen Besuch. Die Raubmöwe wurde zuletzt am Abend des 11. VIII. beobachtet.

Das Alter der Vögel, als sie in meinen Besitz kamen, konnte nicht exakt bestimmt werden, ist aber durch Zusammenstellen der Angaben bei NAUMANN, HEINROTH und HORTLING berechnet.

FUTTERAUFNAHME.

Die *Sterna*-Arten tragen ihren Jungen meist einzelne Fische im Schnabel zu. Dabei laufen die Jungen dem Futterspender mit in der Art der Singvögel (HEINROTH 1928, S. 47) aufgesperrtem Rachen entgegen. In der Gefangenschaft nehmen sie demgemäss leicht ihnen an einer Greifzange gebotenes Futter an. Die *Anous*-Seeschwalbe würgt dem Jungen das Futter vor (WATSON 1908, S. 213), sie bildet in dieser Hinsicht einen Übergang zu den Möwen.

Schon FABER (1825, S. 219) berichtet, dass »— — Mewen und Raubmewen das Futter für die Jungen auf dem Nestplatze auswürgen, nachdem es im Schlunde erweicht worden ist, und diese ergreifen es dann selbst, und verschlingen es. — — — *Lestris cataractes* und *parasitica* habe ich unter dem Aufwürgen für die Jungen geschossen.» Die Möwenjungen nähern sich ihren Eltern in »Demuthaltung» mit tiefgehaltenem Kopf und kläglichem Piepen (HEINROTH 1924, S. 232), welches Gebaren sie auch dem menschlichen Elternersatz gegenüber zeigen. Es war sehr bezeichnend, dass die Mantelmöwe anfangs nicht Futter aus der Hand nehmen wollte, sie kam zwar sofort in Demuthaltung herbei, wartete aber dann geduldig bis der Fisch auf den Boden »ausgespieen» war. Dann griff die Möwe blitzschnell zu und verschlang den Fisch sofort.

Bei der Fütterung streckte die Raubmöwe Kopf und Schnabel nach oben vor und liess den Fisch aus meiner Hand direkt in den weiten Schlund hinübergleiten. Vom Boden nahm sie nur sehr ungern Futter. Das Futterbedürfnis der Raubmöwe war im Vergleich zu demjenigen der Möwen gering. Nur in der Woche ehe sie

zu fliegen begann, war bei ihr eine grössere Fressgier zu bemerken; sie verschlang in dieser Zeit täglich 5—6 Fische von 10—15 cm Länge. Jetzt verschluckte sie die Fische ganz, während sie vor und auch wieder nach dem Flüggewerden zerkleinerte Beute vorzog, gern Leber und anderes Eingeweide von grösseren Fischen. Die Raubmöwe war sehr empfindlich gegen harte an dem Futter heftende Gegenstände, z. B. gröbere Flossenstrahlen oder Stücke von Grashalmen. Wurden solche zufällig mit verschluckt, würgte die Möwe das Futter sofort wieder aus und nahm es nicht mehr auf. Wenn der Vogel zu viel gefressen hatte oder gestört wurde, wurde das Futter ebenfalls regelmässig ausgewürgt (vgl. S. 175).

Die Raubmöwe hatte auch eine Bettelstellung mit zugehörendem Bettelruf, nicht mit der Demuthaltung der Möwen zu vergleichen. Sie lief mit vorgestrecktem Hals, Kopf und Schnabel nach unten gerichtet, umher, den Schnabel suchend über dem Boden hin und her führend und wiederholte unaufhörlich den Bettelruf ein ausgezogenes, knurrendes »hrr-rr - -». Mit diesem Bettelruf begrüsste sie Menschen auch wenn sie satt war, ganz wie die Möwen es tun. »Man macht die Erfahrung dass diese Bettelei oft gar nicht ernst gemeint ist, sondern nur eine Art Anfreundung bedeutet» (Heinroth 1928, III, S. 47). Sonst hörte man sie oft ein kurzes, weit hörbares »keo», das auf Erregung deutete (z. B. bei Flugübungen) ausstossen.

REAKTIONEN AUF WASSER.

Culemann (1928, S. 623, 624) gibt an, dass 2—3 Tage alte Jungen von *Sterna hirundo* ins Wasser gesetzt nach 5—10 min ertranken, während 4 -6 Tage alte bereits schwimmen konnten. *Sterna fuliginosa*-Jungen schwimmen schon am ersten Tage, obwohl das durchgenässte Dunenkleid bald ein Sinken herbeiführte (Watson 1908, S. 243). *Anous*-Jungen machten erst am 3. Tage koordinierte Schwimmbewegungen (Watson 1908, S. 238). Im späteren Alter schwimmen die jungen Seeschwalben gut und gehen auch ins Wasser, wenn man zu den Brutplätzen kommt. Zur Zeit des Flüggewerdens hört dann dass Schwimmen grösstenteils auf.

Schon ganz junge *Larus ridibundus* schwimmen vorzüglich, ihre Nistorte setzen ja auch ein solches voraus. Sie trinken oft und spielen schon früh viel im Wasser umher; sie sind wohl von allen Möwenkindern am meisten »amphibisch».

Die anderen *Larus*-Jungen können mitunter lange auf dem Trocknen verweilen, was ganz mit der Topographie des Nistplatzes zusammenhängt. Portielje (1928, S. 147) beobachtete, dass seine von den Eltern aufgezogenen Silbermöwenjungen erst etwa 20 Tage alt sich am Teichufer aufzuhalten und dann allmählich zu schwimmen begannen.

Meine Raubmöwe wurde im Alter von etwa 12 Tagen in der Nähe der Nistmulde angetroffen und war bisher sicher nicht mit dem Wasser in Berührung gekommen. Zu Hause losgelassen suchte sie immer den Weg zum Strande, blieb aber am Wasserrande stehen und zwar so, dass nur Zehen und Schwimmhaut ins Wasser kamen. Auch als sie anfangs noch Furcht vor Menschen hatte, versuchte sie nie schwimmend davonzukommen, was eine gleichaltrige *Larus* oder *Sterna* sofort getan hätte. Der Trieb, schwimmend zu flüchten, scheint bei *Stercorarius* erlöscht zu sein. Als die Raubmöwe aber zufällig ins Wasser fiel, schwamm sie eiligst dem Ufer zu. Als der Vogel schon völlig befiedert, aber noch nicht flugfähig war, änderte sich sein Benehmen dem Wasser gegenüber ganz auffällig. Jetzt ging die Möwe gern ins Wasser, schwamm eine längere Weile herum und spielte mit Steinen und *Phragmites*-Stücken (vgl. S. 167). Nach dem Flüggewerden wurde ihr Interesse für das Wasser wieder geringer, obwohl sie auch jetzt bisweilen schwamm und oft badete.

Die Lachmöwenjungen tranken oft und viel (Brachwasser). Als sie bei der Ankunft etwa einen Tag ohne Wasser gewesen waren, stürzten sie sich sofort darauf und tranken gierig. Die Grossmöwen trinken Meerwasser und können auch gesalzenes Fleisch ertragen (Heinroth 1928, III, S. 46). Die Jungen dieser Arten trinken nur dann und wann (Portielje 1928, S. 119), was auch hinsichtlich der Jungen von *Sterna* und *Stercorarius* der Fall ist.

Bei allen Lariden kommt ein Putzen des Schnabels nach den Mahlzeiten vor. Seeschwalben fliegen dabei den Wasserspiegel entlang und tauchen ihren Schnabel ein paarmal hinein. Die Lach-

möwen und die Raubmöwe spülten ihren Schnabel mit schüttelnder Bewegung einfach im Wasser, während die Grossmöwen im Wasser stehend den Schnabel erst schütteln und danach mit einem Fusse noch gründlich abkratzen. Die glatte Linoleumdecke eines Zimmers genügte, bei der Raubmöwe die Schnabelwaschreaktion hervorzurufen (vgl. Lorentz 1932, S. 95).

Die Lariden baden unter Bewegungen, die für Charadriiformes und Anatidae eigen sind (Portielje 1928, S. 147). Als die Raubmöwe im Alter von ca 14 Tagen bis zum Bauch ins Wasser hineinrutschte, begann sie typische, aber vorläufig noch sehr ungeschickte Badebewegungen auszuführen, ähnlich wie Portielje (1928, S. 147) es bei einer jungen Silbermöwe geschildert hat. Als das Federkleid entwickelt war, badete sie oft und gründlich.

SPIELEN.

Bei den Laridenjungen, die ja als Nestflüchtler sehr beweglich sind, kommen bald Bewegungen zum Vorschein, die wohl am besten zum Experimentieren und den Bewegungsspielen (Groos 1930, S. 202, 67) gerechnet werden können. Zum Experimentieren führt Tinbergen (1931, S. 11) die Bewegung einer 1 Tag alten *Sterna hirundo*, die ohne hungrig zu sein mit ihrem Schnabel am Schnabel der Mutter herumknabberte. Zu den Bewegungsspielen gehören auch die Flugübungen, die von allen Seeschwalben- und Möwenjungen getrieben werden. Die Vögel hüpfen dabei in die Höhe und flattern mit den Flügeln.

Anous-Jungen begannen im Alter von 12—13 Tagen eifrig an allerlei kleinere Gegenstände zu picken (Watson 1908, S. 240). In ähnlicher Weise sieht man auch die kleinen Möwenjungen »alsbald am Brutplatz nach allerhand herumliegenden Gegenständen picken und bei diesem trial-and-error (Jennings) sich somit mittels assoziativen Lernens schon rasch allerhand Erfahrung bei der Nahrungssuche einprägen» (Portielje 1928, S. 144).

Wenn das Federkleid bei den Jungmöwen schon ziemlich entwickelt ist, kann man bei ihnen Jagdspiele mit lebloser Scheinbeute

(Groos 1930, S. 96) beobachten, sie sind ja typisch für alle räuberisch lebenden Tiere (vgl. z. B. Lorenz 1932, S. 88). Ein solches spielendes, erfolgloses Fischen von Blättern, Ästchen u. dgl. beobachtete Portielje (1928, S. 148) bei 1 Monat alten Silbermöwen. Selbst habe ich Jungvögel von *Larus fuscus*, *argentatus* und *marinus* gesehen, die alle in übereinstimmender Weise dieses »Spielfischen» betrieben. Als Scheinbeute dienen z. B. von Wasser durchtränkte, verfaulende Holzstücke, Rhizomstücke von *Phragmites* u. dgl., die sie vom Seeboden heraufholen. Wenn sie beim Schwimmen die »Beute» erblickt haben, nehmen sie Ansatz und stürzen dann kopfüber mit halb gespreitzten Flügeln, um zur Beute zu gelangen. Besonders eifrig betreiben sie das Spiel zur Zeit des Flüggewerdens. Wenn meine Silber- und Mantelmöwe, die sich als Nestgeschwister fühlten, gemeinsam spielten und die eine einen Gegenstand herumtrug, stürtzte die andere sofort hinzu um an dem Gefundenen zu zerren. Das im Schnabel des Kameraden herumgetragene Objekt hatte immer grosse Anziehungskraft. Die *Larus ridibundus*-Jungen spielten in derselben Weise, doch nie so anhaltend wie die Grossmöwen. Das Spielen begann bei ihnen früher und hörte auch früher, zur Zeit des Flüggewerdens auf.

Als die Raubmöwe noch im Dunenkleide auf dem Strandfelsen herumlief, war sie im Vergleich zu den gleichaltrigen Möwen sehr träge. Bisweilen pickte sie nur an einem Grashalm, das war in dieser Zeit bei ihr die einzige Äusserung des Spieltriebes. Mit der Entwicklung des Federkleides änderten sich ihre Reaktionen auf Wasser (vgl. S. 165) und jetzt erfolgte auch bei ihr ein möwenähnliches Spielfischen. Mit Kopf und Hals unter dem Wasser schwimmend, holte sie vom Boden *Phragmites*-Stücke und kleine Steine herauf, die sie dann ans Ufer brachte und dort noch herumtrug. Für die Möwen mag diese triebhafte Spielerei von gewisser Bedeutung sein, sie nehmen ja später Futter, z. B. Fischabfälle, in dieser Weise auf. Die erwachsene Raubmöwe hingegen sucht wohl kaum den Seeboden nach Nahrung ab und doch tritt auch bei ihr dieser Möwentrieb auf. Sagt doch Lorenz (1932, S. 88) bei Besprechung der Spiele: »Oft hat man geradezu den Eindruck, als wären da Fähigkeiten verloren gegangen, die nur mehr schattenhaft im Spiele des Jungtieres auftauchen.»

Als die Raubmöwe endlich fliegen konnte, erlosch der Trieb des Spielfischens und wurde durch einen anderen, den Trieb fliegende Lariden zu jagen, ersetzt. Über die Entstehung dieses typischen Raubmöwentriebes vgl. S. 174.

Die Seeschwalbenjungen stehen in Bezug auf ihre spielerischen Betätigungen hinter ihren Verwandten sehr zurück; »there are no signs of play» (Watson 1908, S. 246). Sie lernen fliegen und fischen ohne »training» von Seiten der Eltern. »The sight of the jumping fish is a stimulus leading to the movements used in catching the fish. This activity engaged in a few times so perfect the hereditary mechanism that the bird soon becomes independent of the parent in an environment where food is abundant.» (*Anous*, Watson 1908, S. 214.) Meine beiden, im Sommer 1933 aufgezogenen Seeschwalben, zeigten kein »Spielfischen», sie begannen nach dem Flüggewerden allmählich mit dem üblichen *Sterna*-Stosstauchen, anfangs so ihnen zugeworfene tote Fische aufnehmend. In dieser Weise nahmen sie bisweilen auch andere im Wasser treibende Gegenstände auf und liessen sie fallen, um sie dann wieder von neuem aufzuholen, was wohl doch als Spiel aufzufassen ist.

BEZIEHUNGEN ZU ARTZUGEHÖRIGEN, ALTEN VÖGELN.

Bekanntlich sind die meisten Seeschwalben und Möwen ausgeprägte Koloniebrüter, und die Frage, wie sie ihre eigenen Eier oder Jungen im Gewirr von fremden erkennen, ist mehrmals Gegenstand der Beobachtungen gewesen.

Es hat sich erwiesen, dass Seeschwalben und Möwen kein Unterscheidungsvermögen bezüglich Eier derselben Art haben, während alle übrigen Eier von den arteigenen unterschieden werden. Sie werden jedoch gewöhnlich angenommen, nur brütet der Vogel zuweilen auf verfärbte Eier nicht weiter. Bei allen Arten ist das Vogelpaar vom Standort des Nestes sehr abhängig (*Anous* bei Watson 1908, S. 223, *Sterna fuliginosa* ibid. S. 227, *Sterna sandvicensis* bei Dircksen 1932, S. 496, *Sterna paradisaea* ibid. S. 509, *Larus argentatus* bei Culemann 1926, S. 618). Auch *Stercorarius longicaudus*

bebrütete nach kürzerem Zögern ein Ei von *Haematopus*, das gegen das eigene vertauscht worden war (Merikallio 1924, S. 87).

Bei der Mehrzahl der Nestflüchtler ist ein wirkliches, persönliches Erkennen der eigenen Kinder anzunehmen (Lorenz 1935, S. 292). So scheint es auch bei den Lariden zu sein, z. B. bei *Sterna paradisaea* (Dircksen 1932, S. 510), *Sterna sandvicensis* (Ders., S. 498), *Sterna hirundo* (Culemann 1928, S. 623), *Sterna fuliginosa* und *Anous* (Watson 1908, S. 215 und S. 214), weiter bei *Larus ridibundus* (Noll 1931, S. 8), *Larus argentatus* (Culemann 1928, S. 619; Steinbacher 1931, S. 350) und *Larus marinus* (Merikallio 1924, S. 82). Die frischgeschlüpften Jungen werden zwar noch nicht erkannt, hier wie bei anderen Nestflüchtlereltern erfordert das Kennenlernen einige Zeit (Lorenz 1935, S. 292). Inwieweit die Jungen ihre Eltern persönlich erkennen, ist für die meisten Lariden noch unentschieden. Für *Sterna fuliginosa* gibt Watson (1908, S. 218—219) an, dass »the young tern recognizes its own parents and attempts to feed only from them. Never but once of many thousand of observations did I see a young tern begging food from a stranger». Der Standort des Nestes, der für das Erkennen der Eier von grösster Bedeutung war, scheint auch lange als Zusammenkunftsort der futterspendenden Alten und hungrigen Jungen zu sein, so z. B. bei *Sterna fuliginosa* (Watson 1908, S. 218) und *Sterna hirundo* (Culemann 1928, S. 624).

Desselberger (1929, S. 15) konnte feststellen, dass mehrere Altvögel von *Sterna sandvicensis* dieselben Jungvögel fütterten. Dasselbe beobachtete Dircksen (1932, S. 500) und erklärt es so, dass »es sich bei den sich 'normal' verhaltenden Tieren um die Eltern der betreffenden Jungen handelt, während jene planlos fütternden Tiere solche sind, deren Junge aus irgendwelchen Gründen eingegangen sind und die nunmehr ihren Fütterungstrieb wahllos auf die anderen Individuen der Kolonie übertragen.» Auch weit ausserhalb der Brutplätze können alte Vögel auf das Auftreten von Jungen reagieren um auf diese fremden ihre Pflegetriebe auszulösen. Als zwei eben flugfähige *Sterna hirundo*, die ich bisher in einem geschlossenen Raum aufgezogen hatte, am Ufer losgelassen wurden, gesellten sich zu ihnen sofort drei alte Seeschwalben, die unter lautem »tiri-tiri---» (Artlockton bei Emotion, Tinbergen 1931, S. 11) die Jungen begleiteten.

Bis Anfang August wurden zwei Alte täglich mit meinen Vögeln gesehen und die »Familie» siedelte sich bei unserer Brücke an. Ein Füttern von seiten der Alten fand jedoch nur umregelmässig statt, offenbar weil die Jungen ihren Fütterungstrieb zu sehr auf den Menschen eingestellt hatten, wie Lorenz (1935, S. 213) es für Dohlen anführt. Ihr Nachfolgetrieb wurde durch die Gesellschaft der alten Seeschwalben befriedigt (Trennbarkeit der Funktionskreise des Elternkumpans, Lorenz 1935, S. 212). Die alten verschwanden am 11. Aug., während die beiden Jungen erst am 19. Aug. abzogen.

Als die 5 Lachmöwenküken drei Tage in ihrem Gehege zugebracht hatten, erschien eine alte Lachmöwe, die mit ununterbrochenen Warnrufen ganz niedrig über dem Gehege zu kreisen anfing. Die Jungen wurden sehr erschreckt und die drei ältesten suchten verzweifelt durch das Gitter zu entkommen, während die zwei kleinen verstummten. In den nächsten Tagen kehrte die alte mehrmals zurück um rufend über dem Gehege zu kreisen oder in der Nähe zu schwimmen. Dann zog sie ab, wahrscheinlich weil die Jungen in ihrem Gehege doch nicht einen genügenden Reiz auf ihre elternlichen Triebe ausübten.

Zwei alte Silbermöwen, im Sommer seltene Gäste am Seitlax Fjärd, trafen frühmorgens 26. VII. 36 bei meinen damals schon flüggen Grossmöwen ein. Sie machten sich sofort bemerkt durch den oft wiederholten Balzruf, der ja auch als Stimmfühlungslaut oder Ausdruck der Erregung gebraucht wird (Portielje 1928, S. 126). Dazwischen ertönte das »klaoh, klaoh», was wohl mit dem Alarmgeschrei (Portielje 1928, S. 122) identisch ist. Wenn ein Mensch an das Ufer kam, wurde der Schrecklaut (Portielje, S. 123), das bekannte »ha'-ha-ha» von beiden ausgestossen, wobei eine der Möwen ganz nahe heranflog. Sowohl die Silber- als die Mantelmöwe zeigten Schreckreaktionen, sie flüchteten unter die Brücke und lagen hier still gedrückt. Die Reaktion auf das Warnen der Eltern ist völlig angeboren und unabhängig vom Erworbenen, weshalb auch ein Jungvogel, dem in allen anderen Funktionskreisen der Mensch Elternkumpan ist, durch das Warnen eines alten Artgenossen in Schrecken versetzt wird (Lorenz 1935, S. 213). Zur Anfreundung zwischen

jungen und alten kam es nicht, sondern diese zogen nach ein paar Stunden ab.

Ein weiteres Beispiel von der Trennbarheit der Funktionskreise gab das Verhalten zwischen meiner Silbermöwe und einer alten Heringsmöwe, *Larus fuscus*. Diese hielt sich täglich in der Nähe der Möwengehege auf, nahm zugeworfene Fischabfälle auf und wurde recht vertraut. Als meine Grossmöwen immer mehr der Freiheit überlassen wurden, schloss sich die junge Silbermöwe der Heringsmöwe vertraut an. Als diese erschien, eilte die Silbermöwe zu, um durch Demuthaltung und Piepen ihre Freude (Heinroth 1928, III, S. 47) zu bezeugen. Mich hatte sie nie als »Elter» anerkannt und nie in dieser Weise begrüsst, obwohl sie Futter aus der Hand nahm. Die Mantelmöwe dagegen trug alle auf Eltern gerichtete Triebe auf mich über und zeigte kein Interesse für die Heringsmöwe, das Beispiel des »Nestgeschwisters» übte keine Wirkung aus. Die Heringsmöwe war mit ihrem Adoptivkind zufrieden und lockte es sogar zu sich, wobei sie auf einem Stein sitzend mit gebeugtem Kopf und Würgbewegungen den Zärtlichkeitsausdruck der Möwen »ka-ŭ» (Heinroth 1928, S. 46; Portielje 1928, S. 123) hören liess. Ob Fütterung wirklich einmal stattfand, konnte nicht mit Bestimmtheit entschieden werden, regelmässig war sie jedenfalls nicht (vgl. Seeschwalben S. 170).

SOZIALES VERHALTEN.

Die 5 Lachmöwenjungen vertrugen sich miteinander gut und bei ihnen wurde keine Hackordnung (Schjelderup-Ebbe 1922, S. 240) ausgebildet. Eine ranglose Verträglichkeit innerhalb der Geschwistergemeinschaft wird z. B. bei Anatiden lange aufrechterhalten (Lorenz 1935, S. 374). Unter den Lachmöwen waren die beiden jüngsten, die vielleicht demselben Nest entstammten, sehr an einander gebunden, unternahmen stets zusammen lange Ausflüge, schliefen zusammen usw. Auch wenn sie mit den wilden Lachmöwen, die mit ihren flüggen Jungen auf den Fjärd kamen, verkehrten, waren sie doch eng zusammen, während eine dritte, ältere, sich zu den fremden

gesellte und mit ihnen abzog (2 Lachmöwen waren leider kurz nach dem Flüggewerden verunglückt). Noll (1931, S. 8) gibt gleichfalls zwei Beispiele eines langen Zusammenhaltens von Lachmöwennestgeschwistern an.

Die Silber- und Mantelmöwe wurden etwa 12 Tage alt zusammengebracht. Sie vertrugen sich gut und hielten später treu zusammen. Solche »Geschwisterpaare» verschiedener Grossmöwenarten lassen sich leicht zusammenstellen. Auch gehen ja die Grossmöwen, besonders in der Gefangenschaft, ziemlich leicht Mischehen ein, was wohl mit der grossen Übereinstimmung in allen Triebhandlungen zusammenhängt.

Die Lachmöwenküken zeigten anfangs keine Scheu vor ihren grossen Vettern, jene aber versuchten bald die kleinen umzubringen und wurden dann vorläufig getrennt gehalten. Eine eben flügge Lachmöwe flog später zufällig zu den noch nicht flüggen Grossmöwen, wurde aber durch Schnabelhiebe tödlich verletzt.

Als alle Vögel frei umhertrieben, wurden die Lachmöwen stets von den beiden grossen verfolgt. Jene näherten sich scheinbar unverhofft um plötzlich auf ihre Opfer loszufahren, wobei diese durch schnelles Auffliegen die Rettung suchten. Die steten Angriffe machten die Lachmöwen aber gar nicht scheu, sondern diese kehrten stets zu den Verfolgern zurück um mit ihnen zusammen sich dem Baden, Gefiederputzen u. dgl. zu widmen. Doch waren die Lachmöwen immer fluchtbereit und hielten sich eben ausserhalb der Reichweite der Grossmöwen.

Die eben flügge Raubmöwe aus Tvärminne trat am 19. VII. 36 in die Umwelt der Seitlax-Möwen ein. Sie lief am Ufer umher und pickte an allerhand Gegenständen. Die Mantelmöwe erblickte sie zuerst, schritt sofort zum Angriff, packte die Raubmöwe mit dem Schnabel und schüttelte sie bis ich zur Hilfe kam. Die Raubmöwe hatte keine Möglichkeit sich im Kampfe zu verteidigen. Erst allmählich lernte sie den Grossmöwen zu entweichen und begann sie dann sogar auch zu verfolgen (S. 173).

Auch die Lachmöwen liefen hinzu und versuchten ab und zu einen Schnabelhieb gegen den Eindringling zu richten. Die Raubmöwe stellte sich dann zum ersten Male in Drohstellung mit gehobe-

nem Kopf, etwas gehobenen Flügeln und liess ihren Wutton, ein langgezogenes, rauhes »ĕo-eeeeh» hören. Dabei lief sie einige Schritte gegen die Möwen und schlug wie zum Auffliegen mit den Flügeln. Auf dieses »Kommando» flogen die Lachmöwen auf und entfernten sich ein Stück. Auf die Grossmöwen hatte die Drohstellung keine Wirkung.

An demselben Tag machte die Raubmöwe ihren ersten Rundflug über dem Fjärd. Sofort eilte die alte Heringsmöwe, der Beschützer meiner Silbermöwe (S. 171) herbei und schlug wütend unter Ausstossen ihres Angriffstons »kao» nach der Raubmöwe. Jene wich aus, versuchte aber einmal sich im Fluge zur Gegenwehr zu setzen, wurde sofort in die Flucht geschlagen und landete schliesslich bei mir am Ufer. Bei einem längeren Fluge am 20. VII. wurde die Raubmöwe energisch von der Heringsmöwe und zwei Sturmmöwen verfolgt und kam bald zurück. Als sie wieder in Sicherheit bei mir war, stellte sie sich in Drohstellung und liess den Wutton hören.

Auch später wurde die Raubmöwe im Fluge oft von vorbeifliegenden Möwen angegriffen und die Seeschwalben unterliessen es nicht, auf den fremden, dunklen Vogel zu stossen. Am Ufer wurde sie nicht von fremden Möwen belästigt, musste sich aber vor meiner Silber- und Mantelmöwe inachtnehmen. Mit etwas hängenden Flügeln und gesträubtem Rückengefieder (Portielje 1928, S. 122) ging die Mantelmöwe zum Angriff, und die Raubmöwe flog sofort auf. Eine Änderung der Hackordnung (Schjelderup-Ebbe 1922, S. 240) zwischen Silbermöwe und Raubmöwe trat am 30. VII. ein. Die Raubmöwe schwamm bei der Brücke und die ebenfalls schwimmende Silbermöwe eilte zu um sie zu vertreiben. Anstatt zu flüchten, was bisher eine natürliche Erscheinung war, setzte sich die Raubmöwe zur Wehr und flatterte ihrem Feind entgegen. Die Silbermöwe wurde erstaunt und zog sich etwas zurück um sofort den Angriff zu erneuern. Wieder flatterte die Raubmöwe ihr entgegen, welches genügte um die Möwe unschlüssig zu machen. Sie flog auf und wurde im Fluge weiter verfolgt. Von nun an liess die Silbermöwe ihren Antagonist in Ruhe, während die Raubmöwe nur im Fluge auf sie, wie auch auf die Mantelmöwe stiess. Am Ufer und im Wasser hatte diese aber doch die unbedingte Oberherrschaft.

Zur Monatswende Juli—August erreichte die Raubmöwe ihre volle Flugfähigkeit und jetzt erwachte bei ihr der Trieb, nach fliegenden Lariden zu schlagen (vgl. oben bei der Silbermöwe). Sie hielt sich nunmehr meist auf der früher erwähnten Sandbank am entgegengesetzten Ufer des Fjärdes auf, einem von Möwen und Seeschwalben gern besuchten Ruheplatz. Etwa dreimal am Tage kam sie nach Hause um Futter zu holen, konnte aber dazwischen auch durch Rufe leicht herbeigelockt werden. Als sie zur Sandbank zurückkehrte, flogen dort ruhende Seeschwalben sofort auf. Jetzt pflegte die Raubmöwe auf eine von ihnen Jagd zu machen und verfolgte sie dann in rasendem Flug. Das Jagen war ein triebmässiges Spiel und stand anfangs in keinem Zusammenhang mit dem Beuteerwerb, es wurde ja ausgeführt, als die Raubmöwe satt und sonst bei »guter Laune» war. Auch hatten ja die Möwen und Seeschwalben durch ihre frühere stete Verfolgungen und Neckereien die Raubmöwe geradezu gezwungen, sich gegen sie zu verteidigen und sie anzugreifen (vgl. Silbermöwe). Bei diesen ersten spielerischen Angriffen kommt es wohl bei den geängstigten Vögeln zum Fallenlassen oder Hervorwürgen der Nahrung, eine typische Angstreaktion (Heinroth 1928, III, S. 51), und die Raubmöwen lernen dann, die Situation zum Beuteerwerb auszunützen, indem sie sich später vorzugsweise in dieser Weise ernähren. Die sehr reduzierte Fluchtdistanz der Raubmöwen auch grösseren Vögeln gegenüber mag wohl von Bedeutung bei diesem Nahrungserwerb sein (S. 177).

Meine Raubmöwe fing gern Chironomiden und andere Insekten am Ufer. Solche niedere Tiere, *Forficula*, *Tipula* und *Agrotis*-Larven, auch Mäuse (Naumann 1905, XI, S. 326) bilden wohl das Hauptfutter junger Raubmöwen und ermöglichen ihnen, sich bei dem Zuge weit im Binnenlande zu ernähren. *St. longicaudus* ist ja auch während der Brutperiode wenig von Wasser abhängig und brütet auf der Tundra, wo Lemminge ihr als Hauptfutter dienen (Hortling 1929, S. 971). Rosenberg (1934, S. 228) beobachtete eine junge, ziehende *St. longicaudus*, die auf einem Acker nach Regenwürmern suchte. Solche futtersuchende Raubmöwen »unterlassen dabei aber nicht, auf jeden vorüberfliegenden Vogel Jagd zu machen, um zu versuchen, ob sich nicht beiläufig von ihm etwas erpressen lässt» (Naumann 1905, XI, S. 326).

FURCHTREFLEXE.

Bei drohender Gefahr suchen die Laridenjungen geeignete Schlupfwinkel auf, um sich dort zu ducken (Heinroth 1928, III, S. 44). »Hiding is never in any sense complete. Indeed, the reaction seems to be almost thygmotactic. The moment the young bird can put its head in the crotch of a limb or get its body in contact with some solid object, locomotion ceases» (Watson 1908, S. 242).

Das Raubmöwenjunge duckte in den ersten Tagen der Gefangenschaft andauernd. Es stand zuweilen auf, sank aber beim Erblicken eines Menschen zusammen und war dann durch nichts zu bewegen. Gleichaltrige Seeschwalben oder Möwen laufen nach längerer Störung, etwa durch Anfassen und Aufheben davon, um später ein neues Versteck aufzusuchen. Gerade bei diesen Vögeln hört die Sich-Ducken-Reaktion in der Gefangenschaft bald auf, denn das instinktive Erschrecken durch die Wut- und Schrecklaute der Eltern ist wahrscheinlich notwendig um die Schutzstellung herbeizuführen (Portielje 1928, S. 145).

Bei grosser Angst tritt bei Lariden, Reihern und anderen Vögeln ein Hervorwürgen von Nahrung ein (Heinroth 1928, III, S. 51). »Es handelt sich hier durchaus um ein, heftige Angst ja öfters begleitendes reflexives sich Erbrechen» (Portielje 1928, S. 124). Bei keiner Möwe oder Seeschwalbe war das Erbrechen so typisch wie bei der Raubmöwe. Das Füttern erforderte anfangs viel Geduld, der Vogel frass zwar ohne weiteres, würgte aber bei geringster Störung das Gefressene wieder hervor. Auch später, als er sich schon ganz an den Menschen gewöhnt hatte, konnte man durch Erfassen des Tieres das Erbrechen beliebig hervorrufen.

Im Haushalte der Raubmöwen spielen die Angstreaktionen der gejagten Vögel eine grosse Rolle, vgl. S. 174.

Als nach etwa 4 Tagen das Sich-Ducken beim Anblick des Menschen aufhörte, trat an seine Stelle eine Drohstellung. Dabei stand das Raubmöwenjunge mit gehobenem Kopfe, gespreitzten Federkielen an den Schultern und dem einen Flügel etwas gesenkt. Diese Drohstellung wurde später weiter entwickelt (S. 172).

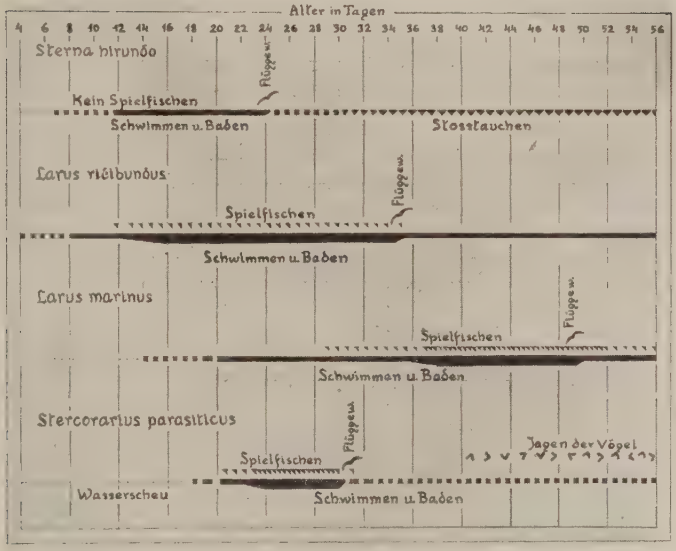
Nach etwa 10 Tagen der Gefangenschaft verschwanden Schreck-

und Wutreaktionen dem Menschen gegenüber. Nach einer kurzen Periode ziemlicher Gleichgültigkeit wurde die Raubmöwe bei nahender Zeit des Flüggewerdens sehr anhänglich und begrüsste den Menschen mit Bettellaut und -Haltung (vgl. S. 164).

Die jungen Seeschwalben, Möwen und die Raubmöwe zeigten keine triebmässige Furcht vor Feinden, die sich am Boden näherten, z. B. Katzen, während fliegende Feinde sofort beachtet wurden. Auch bei jungen Dohlen wird nach Lorenz (1932, S. 74) die Fluchtreaktion nicht durch das sie gefährdende Tier, sondern durch den Anblick der erschreckenden oder fliehenden Eltern ausgelöst.

Fliegende Möwen und Seeschwalben beachtete die Raubmöwe anfangs gar nicht, sie war wohl an sie schon seit der Jugend gewöhnt. Als aber in Tvärminne ein Baumfalke vorbeistrich, duckte die Raubmöwe sofort und ganz ähnlich reagierte sie auf das Auftreten eines Flugzeuges. Später versetzte ein über dem Fjärde kreisender Fischadler die flügge Raubmöwe in grosse Unruhe, und sie duckte sich dann bei einigen Grasbüscheln am Ufer. Ganz übereinstimmend reagierte auch ein von mir im Sommer 1928 aufgezogener Fischadler sowohl auf Flugzeuge wie auf den Anblick seiner eigenen Eltern (er war ganz jung aus dem Neste genommen). Tirala (1935, S. 526) konnte durch Versuche mit verschieden gefärbten und geformten Papierdrachen feststellen, dass für das Zustandekommen der Duckreaktion bei den Hasen das Flugbild und die Flugweise ausschlaggebend sind, während die Farbe keine Bedeutung hatte.

Die Raubmöwe zeigte keinen Trieb, laufend oder schwimmend dem Menschen zu entfliehen, sondern setzte sich wie oben erwähnt anfangs sogar zur Wehr. Bei ihr war die Fluchtdistanz (Hediger 1934, S. 26—27) verschwunden, während die Wehrdistanz (Hediger, S. 34) sehr lang war. Die kurze Fluchtdistanz ist für Raubmöwen auffällig. Naumann (1905, XI, S. 324) erwähnt einige Beispiele von *Stercorarius parasiticus* und fügt hinzu, »dass man sie wirklich einfältig nennen könnte». *Stercorarius longicaudus* ist zuweilen sowohl auf dem Nistorte (Merikallio 1924, S. 85) wie auf dem Zug (Rosenberg 1934, S. 228) sehr »zahm». Während *St. parasiticus* auf den Inseln Heinäsaaret in Petsamo am Brutplatze Menschen mit ungemeiner Kühnheit angreift (Merikallio 1924, S. 62),



ist sie an ihren sonstigen, vereinzelten Brutlokalen gewöhnlich scheu, die Fluchtdistanz ist sekundär verlängert.

Die ursprüngliche Abwesenheit der Fluchtdistanz mag wohl für das Entstehen des Schmarotzerlebens der Raubmöwe von Bedeutung sein (vgl. S. 174).

EINIGE SCHLUSSBEMERKUNGEN.

Dessen wohlbewusst, dass die oben relatierten Beobachtungen über die Gewohnheiten der heranwachsenden Jungen verschiedener Lariden noch auf ungenügendes Material fussen, erlaube ich mir der Übersicht halber als Zusammenfassung einige Ergebnisse diagrammatisch wiederzugeben. Von 4 Arten, *Sterna hirundo*, *Larus ridibundus*, *Larus marinus* und *Stercorarius parasiticus*, ist die Reaktion auf Wasser (vgl. S. 164), das Spielfischen (vgl. S. 167), Stosstauchen

(vgl. S. 168), Jagen von Vögel (vgl. S. 174) und ausserdem der »Drehpunkt» im Leben des Vogels, das Flüggewerden, dargestellt. Die Bezeichnungen im Diagramm sind wohl ohne weiteres verständlich.

LITERATUR: CULEMANN, H. W., 1928, Ornith. Beob. um und auf Mellum vom 13 Mai bis 5 September 1926. Journ. f. Ornith. 76:610—653. — DESSELBERGER, H., 1929, Soziologische Beobachtungen an Brandseeschwalben. Ornith. Monatsber. 37, 1:14—18. — DIRCKSEN, R., 1932. Die Biologie des Austernfischers, der Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Norderoog. Journ. f. Ornith. 80:427—521. — FABER, F., Ueber das Leben der hochnordischen Vögel, H. 1 u. 2, Leipzig 1825, u. 1826. — GROOS, K., Die Spiele der Tiere. 3 Aufl. 1930. — HEDIGER, H., 1934, Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zentr. bl. 54:21—40. — HEINROTH, O., 1924, Lautäusserungen der Vögel. Journ. f. Ornith. 72, 2:223—244. — HEINROTH, O. u. M., 1928, Die Vögel Mitteleuropas, III. — HORTLING, I., Ornitologisk Handbok, Helsingfors 1929. — LORENZ, K., 1931, Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. Journ. f. Ornith. 79:67—126. — 1932, Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel. Journ. f. Ornith. 80:51—98. — 1935, Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, Journ. f. Ornith. 83:137—213 und 289—413. — MERIKALLIO, E., Jäämeren ääreltä, Helsingissä 1924. — NAUMANN, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, XI Band, Gera 1905. — NOLL, H., 1931, Neue biologische Beobachtungen an Lachmöwen (Larus a. argentatus). Beitr. z. Fortpfl. biol. d. Vögel 1931, 7:7—9. — PORTIELJE, A. F. J., 1928, Zur Ethologie bezw. Psychologie der Silbermöwe, *Larus argentatus argentatus* Pont. Ardea 17:112—149. — ROSENBERG, E., Oset och och Kvismaren. Stockholm 1934. — SCHJELDERUP-EBBE. TH., 1922, Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. Zeitschr, f. Psychologie 88:225—252. — STEINBACHER, G., 1931, Beiträge zur Brutbiologie von Silbermöwe und Brandseeschwalbe. Journ. f. Ornith. 79:349—353. — TINBERGEN, N., 1931, Zur Paarungsbiologie der Flussseeschwalbe (*Sterna hirundo hirundo* L.). Ardea 20:1 -18. — TIRALA, L. G., 1935, Wie sieht der fliegende Feind des Hasen aus? Biol. Zentr. blatt 55:526—528. — WATSON, J. B., 1908, The behavior of noddy and sooty terns. Papers from the Tortugas Lab. of the Carnegie Inst. of Wash., Vol. 2:189—255.

Das Verhalten der Idiochromosomen zweier Lygaeiden.

Von

Elvi von Pfaler.

Schon um die Jahrhundertwende begann die Chromosomenforschung sich auf das Studium der Verhältnisse bei gewissen Heteropteren zu richten. Sowohl Montgomery als E. B. Wilson haben die Literatur durch ihre Untersuchungen u. a. auch über die Lygaeiden bereichert, die sie als ein vortreffliches Material für derartige Studien empfehlen. Die Arten dieser Gruppe zeichnen sich durch eine geringe Zahl sowie eine charakteristische Form der Chromosomen aus. Durch diese Merkmale haben die Lygaeiden das Material geliefert, das die Frage der Idio- oder Geschlechtschromosomen ihrer Lösung näher gebracht hat. Man könnte vermuten, es wäre die Familie *Lygaeidae* nun in dieser Hinsicht schon endgültig klargelegt, doch immer wieder treten einem in der Literatur neue, interessante Aufschlüsse über dieselben entgegen. Auch die Verf. hat feststellen können, dass das erwähnte Material noch keineswegs erschöpft ist, denn das Studium einer grossen Anzahl finnischer Lygaeidenarten hat die Vielfältigkeit der Formen bei dieser Familie deutlich an den Tag gebracht. Zwei Beispiele hierfür liefert folgende Darlegung, die sich teils mit gewissen irregulären Chromosomenverhältnissen bei *Lygaeus equestris* (L.), teils mit dem Karyotypus bei *Eremocoris erraticus* (Fabr.) aus der Unterfamilie *Aphaninae* befasst. Von beiden Arten stand der Verf. ein reichliches Material zur Verfügung, und zwar sind die Testispräparate, bestehend zum Teil aus Schnittserien, fixiert nach Carnoy und gefärbt nach der Hämatoxylin-

methode von HEIDENHAIN, z. T. aus sog. Quetschpräparaten in Essigsäurekarmin oder nach CARNOY fixiert mit Gentianaviolett-Nelkenölfärbung, völlig befriedigend ausgefallen. Präparate der Oogenese liessen sich hingegen nicht in befriedigender Anzahl herstellen, denn die reifen, Reduktionsteilungen aufweisenden Eier sind äusserst brüchig und zerfallen beim Schneiden oft vollständig. Nur ein geringer Teil der Präparate hat deshalb gute Bilder geliefert. Hierzu kommt noch, dass der den Kern umgebende Protoplasmahof so gering ist, dass die Hämatoxylinfärbung mit ihrer starken Schwärzung des Deutoplasmas ausgeschlossen ist. Die Färbung dieser Präparate gelang am besten nach der Methode von FEULGEN. Nur die I. Reifungsteilung gelangte zur Beobachtung, was jedoch für die Beurteilung des Sortiments hinreichend sein dürfte, da es sich um das homogametische Geschlecht handelt. Von *Lygaeus equestris* liegen nur junge Meta- oder Prophasen sowie Oogonienteilungen vor, von *Eremocoris erraticus* auch zwei deutliche Platten der I. Metaphase.

Lygaeus equestris (L.). Die Gattung *Lygaeus* hat das Interesse der Chromosomenforscher schon seit langem gefesselt, ist ja der von WILSON beschriebene *Lygaeus*-Typ der Idiochromosomen nach ihr benannt worden. Bei einem Vergleich der Chromosomensortimente der von WILSON untersuchten amerikanischen Arten *Lygaeus bicrusis* (Say.) und *L. turcicus* (Fabr.) mit demjenigen der finnischen *L. equestris* (L.) gewahrt man zwischen diesen in der I. Reifeteilung eine grosse Ähnlichkeit. Bei sämtlichen findet man 6 Autosomen, die eine Grössenserie bilden, ferner ein X-Chromosom, kleiner als diese, und ein noch kleineres Y-Chromosom (Fig. 1, a). Die Idiochromosomen befinden sich innerhalb eines von den Autosomen gebildeten Ringes. *L. bicrusis* unterscheidet sich durch sein verhältnismässig grosses Y-Chromosom deutlich von den beiden anderen Arten, die ihrerseits wiederum durch ihr punktförmiges Y-Chromosom, das bei *L. equestris* vielleicht noch kleiner ist als bei *L. turcicus*, einander völlig ähneln. Dieses Verhältnis stimmt also vollauf mit den systematischen Befunden überein, denn *L. turcicus* zählt zu derselben Artengruppe wie *L. equestris*, während wiederum *L. bicrusis* zur Untergattung *Melanocoryphus* gezogen wird. Die verschiedenen Grössenkategorien finden

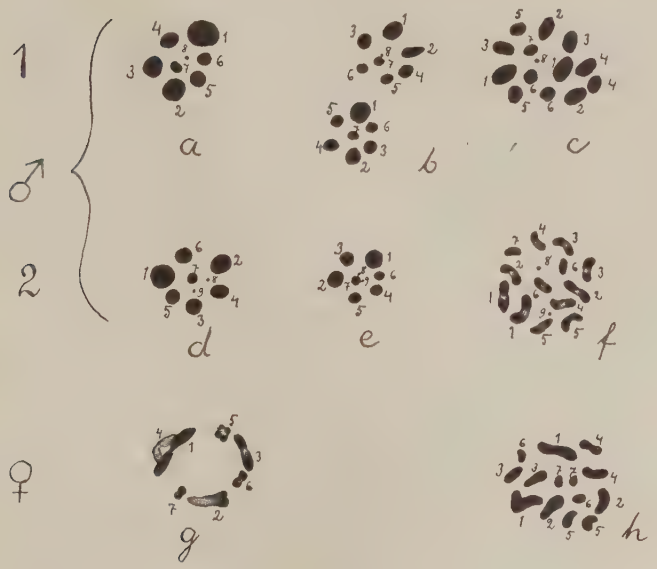


Fig. 1. *Lygaeus equestris*. a, d, I. Spermatocytenteilung; b, e, II. Spermatocytenteilung; c, f. Spermatogonienteilung; g, I. Oocytenteilung; h, Oogonienteilung.

sich in der II. Reifungsteilung wieder, in welcher die Idiochromosomen in der Mitte der Platte zu einem Paar zusammentreten (Fig. 1, b). Es ist aber zu bemerken, dass die Geschlechtschromosomen jetzt im Verhältnis zu den univalenten Autosomen relativ grösser sind als in der I. Reifungsteilung. Das ist ja ganz natürlich, da sich die bivalenten Autosomen in 4 Teile teilen, die Geschlechtschromosomen aber während des ganzen Verlaufes der Meiosis beim ♂ nur eine Zweiteilung erfahren. Bei den punktförmigen kleinen Chromosomen lässt sich der Grössenunterschied jedoch nur schwer erfassen. Eine ähnliche Umwandlung gibt auch das Bildmaterial Wilsons zu erkennen, obwohl sich hierauf keine Hinweise im Text finden. Es kann von Bedeutung sein, diesen Sachverhalt vor Augen zu behalten, zumal

es sich bei manchen Arten so verhält, dass die Idiochromosomen in der einen Teilung mit gewissen Autosomen in die gleiche Grössenkategorie fallen, in der anderen aber in eine höhere Kategorie rücken. Diese Beobachtungen haben Verf. bei einigen Arten zuerst zum Auffinden der Idiochromosomen verholfen. Wenn man dieses in Erinnerung behält, so lassen sich Irrtümer bei den Folgerungen vermeiden oder die Richtigkeit der letzteren kontrollieren. In der Spermatogonienteilung finden wir 12 grössere Chromosomen, 6 Chromosomenpaare bildend, ferner ein kleineres X-Chromosom und ein sehr kleines Y-Chromosom (Fig. 1, c, die Chromosomen zur besseren Orientierung nach ihrer Grösse, soweit es möglich war, numeriert; X = 7, Y = 8).

Das oben für *L. equestris* angeführte hat indes nur für einen Teil des Materials Gültigkeit. Es ist nämlich von grossem Interesse gewesen, in diesem einen Dimorphismus festzustellen. Zum Teil besteht nämlich das oben geschilderte Verhältnis, zum Teil aber hat das Sortiment eine Veränderung dadurch erfahren, dass hier das kleine Y-Chromosom durch zwei womöglich noch kleinere Y-Chromosomen vertreten ist (Fig. 1, d). Die Individuen haben entweder ein Y-Chromosom in allen Teilungen, oder auch zwei solche, und bilden somit zwei verschiedene Rassen, die indes nur cytologisch unterscheidbar sind und nicht einmal in ihrer geographischen Verbreitung von einander abweichen. Bei der II. Reifungsteilung sieht man in etwas schräggestellten Platten, wie sich die beiden Y-Chromosomen dem X-Chromosom anlegen (Fig. 1, e), und in der Anaphase wandern sie zusammen zu dem einen Pol hinüber, während das X-Chromosom sich zum gegenüberliegenden Pol sucht. An deutlichen Spermatogonienplatten (am besten bei früher Metaphase) kann man beim Typus 2 die beiden punktförmigen Chromosomen deutlich erkennen (Fig. 1, f). Die beiden Teile scheinen die gleiche Grösse zu besitzen; direkte Messungen liessen sich allerdings bei der mir zugänglichen Vergrösserung (Okular 12 und 18, Objektiv 1/16 mit Ölimmersion, Leitz) unmöglich anstellen. Ebenso schwer ist die sichere Entscheidung, ob das Y-Chromosom des Sortiments mit nur einem Y-Chromosom die Summe der beiden Y-Chromosomen des anderen Sortiments entspricht. Deutlich ist jedoch, dass das einfache Y-

Chromosom grösser ist als jedes dieser zwei Y-Komponenten für sich, die wiederum untereinander gleichgross sind.

Bei den Weibchen zeigt die Oogonienteilung 14 Chromosomen, die sich zu 7 Paaren gruppieren (Fig. 1, h), die I. Reifungsteilung (Prometaphase in Fig. 1, g) 7 Chromosomen, von denen das kleinste (= 7) das bivalente X-Chromosom vertreten dürfte. Wilson hat in seinen »Studies, I» eine Reihe Hemipteren mit zunehmender Grössendifferenz der Idiochromosomen aufgestellt. In eine solche Serie könnten auch die von ihm untersuchten *L. bicrusis* und *L. turcicus* sowie der hier dargelegte Typus 1 von *L. equestris* eingereiht werden. Die Erklärung zur Entstehungsweise einer solchen sukzessiven Veränderung wäre im Typus 2 bei *L. equestris* mit seinen zwei minimalen Y-Chromosomen angedeutet. Eine Fusion der beiden Teile würde zu einer Vergrösserung des Y-Chromosoms führen; handelt es sich bei ihnen wiederum um Fragmente, von welchen das eine dissimiliert werden kann, so tritt eine Grössenverminderung ein.

Eremocoris erraticus (Fabr.), eine Art aus der grossen Unterfamilie *Aphaninae* der *Lygaeidae*, zeigt in ihrem Chromosomensortiment eine recht grosse Abweichung vom *Lygaeus*-Typ. In der I. Reifungsteilung des Männchens bemerkt man deutlich 11 Chromosomen, von welchen 8 einen mehr oder minder regelmässigen Ring um die übrigen 3 bilden (Fig. 2, i). Im Ring kann man leicht das grösste (1) und das nächstgrösste (2) Chromosom (= Gruppe I), ebenso das allerkleinste (9 = Gruppe III) erkennen. Die übrigen bilden unter sich eine Grössenserie, in welcher sich die einzelnen Glieder nicht immer identifizieren lassen (= Gruppe II). Von den 3 Chromosomen in der Mitte des Ringes gehört das grösste in dieselbe Grössenklasse wie die meisten Chromosomen des Ringes selbst (Gruppe II enthält also 6 Chromosomen) und dürfte mit der Ordnungszahl 6 im ganzen Chromosomensortiment zu bezeichnen sein. Die zwei übrigen Zentralchromosomen sind die kleinsten (= Gruppe IV); das grössere von ihnen ist etwa zweimal so gross wie das kleinste aller Chromosomen, immerhin aber deutlich kleiner als das kleinste Chromosom des peripheren Ringes. In der Chromosomenplatte der II. Reifeteilung erkennt man deutlich 9 Chromosomen (Fig. 2, j), und die Aufmerksamkeit wird sogleich auf eine dunkle, zumeist etwas unregel-

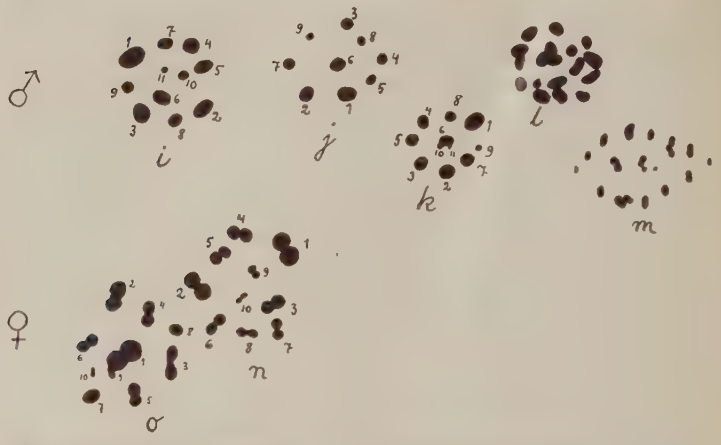


Fig. 2. *Eremocoris erraticus.* i, I. Spermatocytenteilung; j, k, II. Spermatocytenteilung; l, Spermatogonienteilung; m, diploide Spermatocyte; o, n, I.Oocytenteilung.

mässige Chromosomenfigur in der Mitte des deutlichen, von 8 Chromosomen gebildeten Ringes (Fig. 2, k) gelenkt. Bei näherer Betrachtung stellt sich das grosse Zentralchromosom als eine Chromosomengruppe heraus, bestehend aus einem recht grossen Chromosom (Grössenordnung 3. oder 4.) und zwei kleineren, die in Seitenansicht dem grossen Chromosom gegenüberstehen. Infolge ihrer Lage an den beiden Enden des grösseren Chromosoms sieht man sie oft über dessen Rand hervorragen, warum dieses Mittelkomplex oft als das grösste Element in der Platte erscheint. Diese 3 Chromosomen stellen also die Idiochromosomen dar, bestehend aus einem grossen und zwei kleinen Chromosomen.

Die univalenten Chromosomen des Ringes sind in der II. Teilung naturgemäss kleiner als in der I. Teilung, und insbesondere tritt das neunte Chromosom stark vermindert auf. Das grosse Zentralchromosom dürfte dem grössten der 3 Chromosomen in der Mitte der I. Teilungsplatte entsprechen, obwohl seine Grössenordnung im Verhältnis zu den Autosomen eine wesentliche Erhöhung erfahren hat (von 6. bis 3.). Doch auch die kleinsten Chromosomen haben im

Verhältnis zu den übrigen an Grösse zugenommen, denn bei der II. Teilung lässt sich schwer entscheiden, ob das kleinste Chromosom (9) des peripheren Ringes grösser oder gar kleiner ist als das grössere der zwei kleinen Zentralchromosomen. Hier finden wir also die gleiche natürliche relative Grössenveränderung der Geschlechtschromosomen im Verhältnis zu den Autosomen vor, wie sie bei *Lygaeus* nachgewiesen wurde (vgl. S. 181). Die verschiedenen Chromosomenkategorien wären bei *Eremocoris erraticus* also 8 Autosomenpaare nebst 3 Geschlechtschromosomen, von denen die zwei kleinsten ein Glied, das grösste wiederum das zweite Glied bilden. Will man diese Chromosomenzahl auf die für die Heteropteren charakteristische Grundzahl 7 (Brown) übertragen, so muss man sich bei 2 von den ursprünglichen 6 Autosomen bei *Eremocoris* eine Zweiteilung vorstellen (es wären folglich z. B. die Chromosomen 9 und 5 sowie 7 und 8 aus je einem Chromosom entstanden), desgleichen hätte sich das eine Idiochromosom in zwei Teilchromosomen geteilt. So aufgefasst, reiht sich dieses Chromosomenverhältnis in die Mitte zwischen *Thyanta custator* mit einem geteilten Chromosom, und *T. calceata*, bei welcher sämtliche Chromosomen ausser dem Y-Chromosom eine Zweiteilung erfahren haben, ein (Montgomery, nach Brown).

Spermatogonienteilungen kommen in den Präparaten recht reichlich vor, doch ist es mir dessenungeachtet nicht gelungen, auch nur eine einzige Platte aufzubringen, die eine völlig sichere Aufzählung und Identifizierung der einzelnen Chromosomen ermöglicht hätte (Fig. 2, l). Wesentlich deutlicher ist die Teilung einer diploiden Gamete, die sich ganz unerwartet in einem Präparat unter den I. Reifungsteilungen vorfand (Fig. 2, m). Die recht deutlich ringförmige Anordnung der Chromosomen (von 16 Autosomen bilden 15 den Ring) sowie eine Anhäufung von 3 Elementen in der Mitte deuten darauf hin, dass es sich hier um eine meiotische Teilung in einer Zelle handelt, in welcher die Konjugation aus irgendeiner Ursache ausgeblieben ist.

Die zwei deutlichen Metaphasenplatten der I. Reifungsteilung, die bei den Eipräparaten gefunden wurden, zeigen 10 Chromosomen, alle deutlich doppelt, was für die Eier charakteristisch zu sein scheint (Fig. 2, n und o). In der I. Metaphase der Spermatocyten gewahrt man dagegen nur recht selten eine solche Doppelbildung. Bei einem gegen-

seitigen Vergleich der I. Spermatocytenteilung und der I. Oocytenteilung entdeckt man leicht die Chromosomen der Gruppe I (1 und 2) und die zwei kleinsten Chromosomen (Gruppe IV mit den Chromosomen 9 und 10 bzw. 10 und 11). Gruppe II umfasst in der Oocyte die Chromosomen 3—7, also insgesamt 5, d.h. eines weniger als beim ♂, und Chromosom 8 würde also dem kleinsten Autosom im Spermatozytenring (Gruppe III) entsprechen. Die zwei kleinsten Chromosomen der Eizelle entsprechen also den zwei kleinsten Geschlechtschromosomen des ♂, stattdessen fehlt ein Mitglied im Gruppe III, in welche das grosse Geschlechtschromosom verlegt wurde. Hieraus geht hervor, dass das grösste Idiochromosom der Spermatocyten beim weiblichen Geschlecht nicht vorhanden ist und darum das Y-Chromosom darstellt, während den zwei kleinsten Chromosomen beim ♂ im Ei zwei ähnliche bivalente (X_1 und X_2) entsprechen.

Eine überraschende Ähnlichkeit fiel mir in einer schematischen Abbildung der Verhältnisse bei *Phragmatobia fuliginosa* in der Arbeit Darlingtons (S. 380, Fig. 97 II ♀) auf, anscheinend völlig identisch mit einem schematischen Bild, das ich vor einer Zeit über die Verhältnisse beim ♂ von *Eremocoris erraticus* in der II. Reifeteilung entworfen hatte. Was von Darlington für das heterogametische ♀ der Hybride zwischen zwei Rassen dargestellt wird, besteht hier für das ♂ einer gewöhnlichen freilebenden Art, bei welchem jedoch die Komponente mit den zwei Elementen zum homozygotischen Sortiment (= X) gehört. In sämtlichen von mir untersuchten Präparaten hat sich das oben geschilderte Verhältnis in deutlichen Platten konstant vorgefunden. Seine Entstehung lässt sich möglicherweise doch von einer eventuellen Hybridisation herleiten, denn die zweite von mir untersuchte Art dieser Gattung, *Eremocoris plebejus* (Fall.), scheint in der I. Spermatocytenteilung in der Regel 11, in der II. Spermatocytenteilung 10 Chromosomen zu haben. Die 10 Chromosomen der I. Oocytenteilung sind offenbar von derselben Grösse wie die entsprechenden Chromosomen bei *E. erraticus.* Indem diese Art sich an diejenige *Phragmatobia*-Rasse anschliesst, welche ein Chromosom mehr als die andere hat, weist sie nochmals eine Ähnlichkeit mit *Phragmatobia* auf. Welche art oder Rasse zusammen

mit *E. plebejus* Erzeuger der hypothetischen Hybride *E. erraticus* gewesen sein mag, kann wenigstens zur Zeit noch nicht entschieden werden.

ZUSAMMENFASSUNG UND BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE.

Die zwei oben zur Besprechung gelangten Arten weisen beide gewisse Eigentümlichkeiten in ihren Geschlechtschromosomen auf. Indem wir bei einer Form von *Lygaeus equestris* ein einziges Y-Chromosom finden, zeigt eine andere, äusserlich aber der ersteren völlig gleiche Form, eine Y-Komponente, bestehend aus zwei Teilen, die sich in der II. Reifeteilung dem X-Chromosom gegenüber stellen. Bei *Eremocoris erraticus* wiederum hat das X-Chromosom eine Teilung in zwei verschieden grosse Teile erfahren, wie sich bei einem Vergleich der Spermatocyten- und Oocytenteilungen feststellen lässt. Beide Arten zeigen die in der Literatur oft hervorgehobene typische Anordnung der Chromosomenelemente der Heteropteren. Sie schliessen sich deutlich der von Wilson gegebenen Beschreibung über naheverwandte Arten an. Keine m-Chromosomen kommen vor, und die Idiochromosomen befinden sich sowohl in der I. wie in der II. Teilung im Autosomenring in der Art der *Reduviidae* (Payne), während die *Notonectidae* diese Anordnung nur in der II. Teilung zeigen (Wilson 1932). Bei den *Corixidae*, bei denen sich der Ring stark ausgeprägt vorfindet, findet man in der I. Teilung entweder nur das m-Chromosom oder ausserdem noch das Y-Chromosom in der Mitte des Ringes, in der II. Teilung herrscht die typische Anordnung mit dem Chromosomenpaar XY in der Mitte.

Unter den zahlreichen in der Literatur dargebrachten Angaben über fragmentierte Idiochromosomen beanspruchen insbesondere die von Payne beschriebenen Verhältnisse bei den *Reduviidae* ein spezielles Interesse. Mehrere Arten dieser Familie, darunter auch solche mit instabiler, zwischen 1 und 6 variierender X-Chromosomenzahl, weisen eine verschieden starke Fragmentation des X-Chromosoms auf. Bei *Pselliodes cinctus* sind die drei X-Elemente zusammen kleiner als das Y, ähnlich wie bei *Eremocoris erraticus*, bei welcher die beiden

X-Teilchen zusammen nicht die Grösse des Y erreichen. Das Y-Chromosom ist in diesem Falle nicht, wie sonst zumeist (Wilson), das kleinste aller vorhandenen Chromosomen. Was die Grösse und Anzahl der verschiedenen Idiochromosomkomponenten betrifft, zeigt das Verhältnis bei *Phragmatobia fuliginosa* (Seiler) eine grosse Ähnlichkeit mit *Eremocoris erraticus.* Auf der anderen Seite weist dieselbe Art Berührungspunkte mit den Verhältnissen bei *Lygaeus equestris* auf, denn bei beiden handelt es sich um verschiedene cytologische Rassen, die eine mit einfachem, die andere mit geteiltem Y-Chromosom. Bei *Lygaeus equestris* dürfte es sich aber nicht um zwei geographische Rassen handeln, denn mein ganzes Material stammt von ein und derselben Stelle (Kopparberget, Nådendal, Ab).

Diese Fragmentationen, gleichgültig ob es sich nun um das X- oder das Y-Chromosom handelt, liefern systematische Merkmale für Arten und Gruppen. Sie sind ausserdem geeignet das Zustandekommen der Grössenreihen der Idiochromosomen zu veranschaulichen, die sich oft bei der Untersuchung von mehreren nahestehenden Arten aus dem Bereich einer geringeren systematischen Einheit ergeben. Prokofiewa hat die systematische Bedeutung dieser Verschiebung dargebracht. In den meisten Fällen ist es indes unmöglich zu ergründen, ob ein geteiltes Idiochromosom als eine primäre oder eine sekundäre Erscheinung zu deuten ist. Dieser Nachweis ist Payne gelungen, indem es ihm auf Grund der geographischen Verbreitung möglich gewesen ist zu entscheiden, was als ursprünglich zu gelten hat. In seiner Untersuchung ist das einheitliche Chromosom primär, seine Fragmentation sekundär.

Da die Chromosomenelemente, die bei den Männchen in der Prophase und Metaphase der I. Reifeteilung ± einheitliche Körper bilden, nicht alle in ebenso viele Teile im Verlauf der beiden Teilungen zerfallen, treten bei ihnen Verschiebungen im Grössenverhältnis zwischen den einzelnen Typen ein. Was *Lygaeus* und *Eremocoris* anbetrifft, so kommen hier zwei Typen in Frage, nämlich 1) Autosomen, die im Verlauf der Meiose eine Vierteilung erfahren, und 2) die Geschlechtschromosomen, die nicht in der I. Teilung konjugieren und deshalb nur eine Zweiteilung erfahren. Hierauf beruht, dass die Grösse der Autosomen einerseits und der Idiochromosomen anderer-

seits von der I. zur II. Teilung zugunsten der Idiochromosomen verändert wird. Eine Andeutung dieser Verschiedenheit findet man bei PROKOFIEWA, wenn sie (S. 19) besonders angibt: »Das Y-Chromosom . . . . . nähert sich seiner Grösse nach dem kleineren Chromosom 'a' des peripheren Ringes *der 1 Metaphase.*»[1]) Doch dies ist ein isolierter Fall, im übrigen gibt sie nicht an, wann der Vergleich angestellt worden ist.

LITERATURVERZEICHNIS.

BROWN HARVEY, ETHEL: A Review of the Chromosome numbers in the Metazoa. Part I. 1916. Journ. of Morph. 28.

—»— Id. Part II. 1920. Ibid. 34.

DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology. 1932.

GEITLER, LOTHAR: Grundriss der Cytologie. 1934.

PAYNE, FERNANDES: A further study of the Cromosomes of the Reduviidae. 1912. Journ. of Morph. 23.

PROKOFIEWA, ALEXANDRA: Vergleichend-karyologische Studien von elf Arten der Familie Corixidae (Hem. het.). 1933. Zeitschr. f. Zellf. 19.

SEILER, J.: Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Cromosomenzahl. 1925. Arch. Jul. Klaus. Stift. 1.

WILSON, EDMUND B.: Studies on chromosomes I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. 1905. Journ. exp. Zoöl. 2.

» – Studies II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heteropic chromosomes in Hemiptera. 1905. Ibid. 2.

– »— Studies III. The sexual difference of the chromosomegroups in Hemiptera, with some considerations on the determinations and inheritance of sex. 1906. Ibid. 3.

—»— Studies VIII. Observations on the maturation-phenomena in certain Hemiptera and other forms, with considerations on synapsis and reduction. 1912. Ibid. 13.

—»— Polyploidy and metaphase patterns. 1932. Journ. Morph. 53.

[1]) Kursivierung von mir.

Om nordiska sillmåsars (Larus fuscus L.) flyttning.

Av

L. A. Jägerskiöld.

Något år i slutet av 1880-talet uppvaktade jag J. A. Palmén i Helsingfors. Den unge studenten, som medförde en rad från Edvard Hisinger, blev mottagen på ett oförglömligt sätt. När jag gick därifrån hade jag som gåva fått det klassiska arbetet »Om foglarnas flyttningsvägar». Så började mitt intresse för därmed sammanhängande frågor. Ödet har sedan förunnat mig att något syssla med dessa problem. — Här nedan skall jag söka lämna en sammanställning av vad vi tro oss kunna skönja om en av de mest intresseväckande svenska flyttfåglarna.

Detta bidrag avser att även vara ett tack för livslångt samarbete med finländska vänner och kamrater, ett tack såväl till dem, som gått bort, som till dem, vilka ännu verka, och ej minst en hyllning till Alex. Luther.

* * *

Märkning av svenska fåglar började 1911. De ha i Göteborg bekostats av Biologiska föreningen och av till denna anslutna mecenater. T. o. m. 1936 ha 83.045 fåglar, till största delen ungfåglar, fått sina ringar. Återfynden voro 15 febr. 1937 2.814, d. v. s. 3,4 %. Redogörelserna för dessa arbeten ha årligen införts i Göteborgs Museums Årstryck. En sammanfattning t. o. m. 1:4. 1929 ingår i arbetet »Göteborgs Biologiska förening 1904—1929».

Jämsides med våra arbeten ha liknande bedrivits även från Riksmuseet i Stockholm. De började 1913. Antalet av deras märk-

ningar är ej offentliggjort, men återfynden äro 920 d.v.s. de som publicerats i Fauna och Flora (t. o. m. h. 5, 1936).

Bl. a. ha vi i Göteborg vinnlagt oss om våra måsfåglar, vilket delvis sammanhänger med det sätt och de platser, på vilka våra hjälpare arbetat. Det torde vara lämpligt att börja med en kort översikt av de olika svenska måsarternas flyttning sådan den framgår av våra märkningar.

Av 270 ringade havstrutar (*Larus marinus* L.) ha 48 återfunnits t. o. m. 15 febr. 1937[1]) (= 17.8 %). Ingen har gått längre än till Pas-de-Calais. En till Holland. 4 ha ertappats i Östersjön: en från Ångermanland vid Lybeck och de tre från Gotland i Lettland, Swinemünde och Pommern. Övriga fynd stamma från svenska, sydnorska och danska vatten.

1.505 gråtrutar (*Larus argentatus* Brünn.) ha givit 183 fynd (= 12,2 %). Denna art är liksom den förra närmast att anse som en strykfågel. Det fjärmaste fyndet är även här beläget i Pas-de-Calais. Övriga äro från Holland, Helgoland, Holstein, Rügen, Warnemünde, Frische Nehrung, Memel, Lettland och Bottenhavet, från danska vatten, från svenska och från norska — västerut till Egersund.

Fiskmåsen (*Larus canus* L.) är däremot en kustflyttare, som sträcker sina färder till Östersjön men även till England och Biscaya. På de allra senaste åren ha vi fått fynd också söder om Pyrenéerna nere i Spanien. Vi ha märkt 19.173 st. och återfått 791 (= 4,1%). Fiskmåsfynd under flyttningstider från Europas inlandstrakter saknas praktiskt taget helt i vårt material. De undantag, som förekomma, torde få sin förklaring, om man antager att vederbörande slagit sällskap med skrattmåsar.

Av skrattmåsen (*Larus ridibundus* L.) äro ej mindre än 29.661 märkta med 976 återfynd (= 3.3 %). Hans flyttningstyp avviker ej så litet från fiskmåsens. Skrattmåsen reser tidigare och huvudströmmen går längs Europas västra kuster ända ned till Gibraltar och Marocko. En del stannar på vägen eller avviker till Storbritannien

[1]) Detta datum gäller för samtliga här nedan anförda arter, där ej annat angives.

men andra söka sig uppför de i haven mynnande floderna, såväl i dem, som falla ut i Östersjön, som i dem, vilka gå till Nordsjön och Engelska kanalen. En särställning beträffande antalet flyttare intager härvidlag Rhen. Uppför denna flod och nedför Rhône går ett avsevärt sträck, som för till Medelhavet. De skrattmåsar, som gå uppför Östersjöns södra floder, söka sig söderut längs olika vatten och nå Adriatiska havet. De, som flytta uppför de östbaltiska älvarna, komma antagligen ända ned till nejderna kring Svarta havet. De följa samma vägar som våra väringar, när de foro till Miklagård! Vattenlederna ha varit bestämmande för både människor och djur.

Det bör kanske nämnas, att vi av dvärgmåsen (*Larus minutus* L.) ringmärkt 19 exemplar under senare år, men ingen har ännu rapporterats återfunnen.

Vad här ovan anförts är ett slags renritning. I verkligheten förryckes bilden ej så litet genom de lockelser, som hamnar och andra människans anläggningar erbjuda. Ännu för något 10-tal år sedan var en i Norden övervintrande skrattmås något mycket ovanligt. Nu stanna ej få i hamnarna vid Sundet, ja t. o. m. i Göteborg, medan andra synas avbryta sina flyttningar snart sagt var som helst på vägen söderut, blott näringsförhållandena äro goda eller åtminstone drägliga. Detsamma gäller i än högre grad om fiskmåsen.

Säkerligen föreligger här en ändring i vederbörandes levnadsvanor. Det är i viss mån en parallell till det, som skett med kråkan i Sverige under de sista 50 åren. Förr var hon en mycket mer utpräglad flyttfågel än nu.

Sillmåsen (*Larus fuscus* L.) visar en helt annan flyttningsbild än någon av de fyra Larus-arter, vilkas vandringar ovan i korthet antytts. Endast skrattmåsen erbjuder vissa likheter. Av sillmåsen ha från Göteborg ringmärkts 1.200 st.[1]) Återfynden äro 37 eller 3 %. D. v. s. förhållandevis mindre än av de andra arterna.

[1]) Först år 1928 började vi våra märkningar av sillmåsar. De ha omfattat några 10-tal upp till ett par hundra pr år. Endast under år 1936 har emellertid märkningstalet för denna art uppgått till 409. Fiskmåsarna däremot började vi att ringmärka år 1922 liksom skratt-

Riksmuseet har, så långt deras uppgifter äro offentliggjorda (F.o.F. 1936, h. 5) återfått 11 st.[1]) Enl. brev från professor E. Lönnberg ha »under årens lopp märkts sillmåsar (däri inräknade exemplar av *intermedius*) till ett antal av 554 st». Av dessa ha rapporterats 17 st., d. v. s. c:a 3,1 %. Endast 11 ha av mig kunnat återfinnas i litteraturen. De andra äro antagligen närfynd. Något större procent således än både vår och finländarnas. Den mindre procenten av sillmås synes mig tyda på snabbare och med större energi genomförd flyttning söderut hos denna art. Man återfinner liknande förhållanden, blott mycket mer utpräglade, hos våra tärnor, som ju äro kända för sina tidiga och snabba flyttningar.

Återfyndsprocenten för fisktärnan (*Sterna hirundo* L.) är 1 % på 4.095 märkta, hos rödnäbbade tärnan (*Sterna paradisaea* Brünn.) 0,6 % av 3.030 samt hos kentska tärnan (*Sterna cantiaca* Gmel.) 1,4 % av 2.170 ringade fåglar.

Nu böra vi dock ej glömma, att sillmåsen i enstaka exemplar kan övervintra vid hamnarna hos oss, egendomligt nog oftare på östkusten än på den västra. Men det sker i alla fall i Västsverige, så långt min erfarenhet sträcker sig, i mycket mindre skala än beträffande fiskmåsar och trutar.

Vidare bör det framhållas, att sillmåsen liksom måssläktets alla arter hos oss, innan den egentliga flyttningen börjar, gärna företager stundom rätt långa strövtåg. Dessa behöva ej nödvändigt ligga i den blivande långflyttningens riktning. Vi återkomma till denna företeelse, som ju är vanlig hos många flyttfåglar, bl. a. gråhägern (*Ardea cinerea* L.).

Så långt vår erfarenhet räcker, häckar ej sillmåsen förrän manteln är praktiskt taget helmörk med endast svaga spår av ungdräkten kvar. D. v. s. i 4:e årets fjäderskrud. På vidstående bilder återges dels en sillmås, som säkert ej häckat (ruvfläckar saknas)

måsarna. Det är troligt att återfyndsprocenten blir något större med åren, och att statistiken för sillmåsen således nu med »orätt» är något ogynnsammare än för de andra måsarterna. Men som det är mycket sällsynt att äldre måsar inberättas torde detta förhållande ej nämnvärt inverka.

[1]) Prof. E. Lönnberg har godhetsfullt meddelat, att några nya fynd av denna art ej inkommit senare.

Larus fuscus intermedius SCHIÖLER.
A. ♀, 2—3 år, utan spår av ruvfläckar. Stenungsund, Bohuslän 11:6 1924—4095. Av. su. 5276. B. ♀, 4 år, med tydliga ruvfläckar. Röö, Grebbestad, Bohuslän 30:5 1934—6302. Av. su. 7620. C. ♂, gammal fågel. Röö, Grebbestad, Bohuslän 14:5 1934 — 6302. Av. su. 7618.

och som jag antar vara i sitt 3:e år (fig. A), dels den yngsta av våra måsar med tydliga ruvfläckar (fig. B), dels slutligen en gammal mås (fig. C). Man ser genast att skillnaden i dräkt mellan A och B är mycket större än mellan B och C.

Låt oss nu se vad våra märkningar bragt oss. Jag vill då påpeka, att förutom våra egna 37 återfynd, varav 9 ej förut offentliggjorts i tryck — de äro märkta med en * efter ringnumret —, ha medtagits även Riksmuseets 11. Alla tillgängliga i F.o.F. t. o. m. h. 5,1936.

Utom de svenska märkningarna har jag gått igenom även de, som utförts i Finland. Orsaken härtill är dels, att just *Larus fuscus*, havsmåsen framför alla andra, har ett häckningsområde kring Östersjön, Bottenhavet och Finska viken, som måste anses vara rätt enhetligt, dels att finländarnas fynd fullständiga våra på ett synnerligen vackert och önskvärt sätt. Min mångårige vän I. VÄLIKANGAS har sträckt sitt tillmötesgående så långt, att jag fått tillgång till en del ännu ej offentliggjorda fynd. De äro, liksom de motsvarande svenska, utmärkta med en *.

I Finland äro märkta tillsammans 1.593 sillmåsar (t. o. m. 1935). Återfynden äro 47 (2,9 %). Detta är nästan samma siffra som den, vi fått för Göteborgsmärkningarna, men dock låg i jämförelse med andra måsarter, isynnerhet de större.

I nedanstående förteckning medtagas alla återfynd, som gjorts utom Finlands gränser. Dessutom diskuteras ett par, som erhållits inom landet och som synas av betydelse. Andra »hemlandsfynd» ha i detta sammanhang ringa intresse.

Vi börja med de märkningar, som utförts på Sveriges västkust — f. o. m. norra Bohuslän t. o. m. norra Halland. RM anger riksmuseets märkningar.

2821 E. Märkt Öckerö, Onsalalandet, Halland 23:6 1933 — återfunnen mellan Aalborg och Hals, Jylland, Danmark 28:6 1934. Återkomst till Kattegatt, kan naturligtvis ha varit övervintrare. Ännu ej könsmogen 1 års fågel.

20606 D. Nord Hälsö, n. Bohuslän 21:6 1934 — Dröbak, Oslofjorden, Norge 31:3 1935. Om denna gäller detsamma som om föregående. Dröbak ligger 80 km NNV från märkplatsen.

9875 (RM). Bonden, 9 km SV om Lysekil, Bohuslän 8:7 1924 — Smögen, Bohuslän 16:6 1926. Återkommen efter 2 år, 16 km från märkplatsen. (E. LÖNNBERG i brev).

19195 D. Soteskär, mellersta Bohuslän 30:6 1933 — kvar på märkplatsen 0:8 1933.

18792 D. Långeskär, Havstensund, n. Bohuslän 24:7 1933 — Häsked, Tanum s:n, Bohuslän 1:9 1933. 16 km O om märkplatsen.

RM (nr ej angivet). Bonden, 9 km SV om Lysekil. Bohuslän 8:7 1924 — Gravarna, Bohuslän 11:9 1924. 17 km N om märkplatsen. (F. o. F. 1925, s. 43.)

18794 D. Långeskär, Havstensund 24:7 1933 — Sösteröerne nära Hvaler, södra Norge 15:9 1933. Ung. 30 km N om märkplatsen. Möjligen ett börjande höstströvtåg.

23445 D.* Brattö, Vendelsöfjorden, Halland 7:6 1936 — Vrångö, Göteborgs södra skärgård, Västergötland 5:12 1936. 38 km mot NNV. Börjande övervintring. Olyckshändelse? Skadad?

18659 D. D:o 25:6 1933 - Bundefjord, nära Oslo, Norge 27:8 1933. Ung. 125 km N om märkplatsen. Tydligen ett tidigt höstströvtåg i »orätt» riktning.

2840 E. Öckerö, Onsalalandet, Halland 23:6 1933 — Oksö, Kristiansand, Norge 13:8 1933. Ung. 255 km fågelvägen VNV från märkplatsen. Ovanligt långt och tidigt höstströvtåg.

26091 D*. Yttre Fläckholmen, V om Kullavik, Halland 4:7 1936 — Korsholm, Limfjordens östra mynning, Jylland, Danmark 24:8 1936. Höstströvtåg? Sannolikt dock börjande flyttning. Avstånd 115 km VSV om märkplatsen.

2850 E. Öckerö, Onsalalandet, Halland 23:6 1933 — Aalborg, Danmark 2:9 1933. Fyndet jämförligt med nyssnämnda. Avstånd: ung. 130 km mot VSV.

20604 D. Nord Hälsö, NV om Strömstad, Bohuslän 21:6 1934 — Nykjöbing Mors, Västra Jylland, Danmark 30:9 1934. Fyndet ansluter sig till de båda föregående. Avstånd: ung. 280 km mot SV. Sannolikt är det Limfjordens vattenväg, som lockat dessa tre ungfåglar västerut. Jämför nästa fynd, 2825 E.

2825 E. Öckerö, Onsalalandet, Halland 23:6 1933 — Lögstör, Limfjorden, Danmark 20:2 1934. Avstånd: 170 km VtS. Här föreligger tydligen ett fall, då goda näringsförhållanden förmått vederbörande till övervintring.

20628 D*. Mörholmen, Koster, Bohuslän 3:7 1934 — norr om Thyborön, Limfjorden, Jylland, Danmark 0:1 1937. 300 km mot SV. Övervintrande. *Ej införd på kartan.*

4727 B (RM). Bonden, 9 km SW om Lysekil, Bohuslän 27:7 1933 — Husby Klit nära Ringkjöbing, Jyllands västkust, Danmark 21:8 1934. Avstånd: ung. 290 km mot SV. Detta fynd ansluter sig sannolikt till de närmast föregående. Vederbörande har följt Limfjordens vattenväg och sedan vikit av söerut. d (F. o. F. 1934, s. 229).

18776 D. Långeskär, Havstensund, Bohuslän 20:7 1933 — Havnsö, Nexelöbukten, S om Sejrö bukt, NV Själland, Danmark 24:8 1933. Sannolikt tidigt påbörjad flyttning. Avstånd: 330 km mot S.

2841 E. Öckerö, Onsalalandet, Halland 23:6 1933 — Klodskov, Guldborgsund, Falster, Danmark 20:8 1933. Samma förhållande som med närmast föregående. Avstånd: 287 km mot S.

20640 D. Mörholmen, Koster, n. Bohuslän 3:7 1934 — Spodsbjerg, Langeland, Danmark 16:10 1934. Avstånd: 450 km mot S. Sen flyttning. Möjligen börjande övervintring. Jmfr. 2837 E. här nedan.

2837 E. Öckerö, Onsalalandet, Halland 23:6 1933 — Rudkjöbing, Langeland, Danmark 0:2 1934. Avstånd: 287 km mot SSV. Övervintring. Sannolikt därtill lockad av goda näringstillfällen.

19033 D. Flatgluppa, Havstensund, Bohuslän 18:7 1934 — Oud-Vosmeer, Zeeland, Holland 7:11 1934. Avstånd: ung. 950 km mot SV. Pågående försenad flyttning eller börjad övervintring i det »feta landet». (Jmfr not s. 200.)

3301 D*. Stora Rossen, Rörö, Göteborgs norra skärgård, Bohuslän 11:7 1932 — Dunkerque, Nord, Frankrike 21:10 1936. Avstånd: 960 km mot SV. Pågående sen flyttning eller möjligen påbörjad övervintring. (Jmfr not s. 200.)

21287 D*. Yttre Fläckholmen, V. om Kullavik, Halland 25:6 1936 — 2 sjömil från Dunkerque, Nord, Frankrike 7:12 1936. Jämför föregående. Börjande övervintring.

27820 D*. Stora Rossen, Rörö, Göteborgs norra skärgård, Bohuslän 12:7 1936 — Lesina, 20 km N om S. Severo, norra delen av prov. Foggia, Italien 18:11 1936. Avstånd: 1.820 km mot S. Ej normal flyttning för en sillmås från västkusten. Är ej den sannolika förklaringen den, att vederbörande gått uppför Elbe och sedan längs mellaneuropeiska floder sökt sig till Adriatiska havet?

27505 D*. Brattö, Vendelsöfjorden, Halland 21:6 1936. — Bou Haram, (? var i) Algeriet 0:11 1936. C:a 2.380 km mot SSV. Har sannolikt gått västra vägen och genom Gibraltarsund österut. Kan ju tänkas ha nått Medelhavet längs stråten Rhen-Rhône. Jfr närmast föregående. *Ej införd på kartan.*

7439 D. Slåbärsholmen, Mollösund, Bohuslän 8:7 1929 — utanför Kap Ghir (Lat. N. 30° 40′, Long. W 9° 45′), Marocko 30:10 1929. (Fågeln frigiven.) Avstånd: 3.450 km mot SV. Ovanligt snabb flyttning. Jmfr 24876 D.

26056 D. Yttre Fläckholmen, V om Kullavik, Halland 4:7 1936 — S om Kap Blanco, Lat. N. 18° 57′, Long. W 16° 37′, Västafrika 6:2 1937. *Ej införd på kartan.*

24876 D. Yttre Fläckholmen, V om Kullavik, Halland 23:7 1935 — Keta, Guldkusten, Västafrika 20:1 1936. Avstånd 3.750 km mot SSV. Långflyttning sådan som jag antar vara normal för västkustens sillmåsar, när flyttningen utsträckes till sin »fulla längd». Jmfr 7439 D och 26056 D här ovan.

I samband med de svenska märkningarna av sillmåsar på vår västkust bör lämpligen antydas vad konservator H. Tho. L. Schaanning funnit. Av hans 5 berättelser i Stavanger Museums Årsheften (1931—1935) framgår, att på norska västkusten t.o.m. 1935 ringats 142 *Larus fuscus intermedius* Schiöler. Därtill komma 115, som enligt brev från Schaanning märkts 1936, eller tillsammans 257. Återfynden äro i allt 14, d. v. s. 5,4 %, vilket är mer än någon hittills erhållit. Från Norge äro 6, därav 2 av särskilt intresse. Ett visar hur en sillmås, märkt på Rott nära Stavanger, efter 5 år och 10 dagar ertappats endast 5 km från födelseorten. Ett annat ej förut publicerat fall har min vän Schaanning meddelat i brev. Det gäller nr 1013, ringad likaledes på Rott 7:7 1933 och fälld på Sola, Stavanger 15:7 1936. De övriga äro närfynd. Från Danmark föreligga 6 fynd, därav 5 från Jylland och 1 från Langeland. I England, Yorkshire, är en erhållen, och en är från Portugal. Tydligen följa de norska sillmåsarna den västliga vägen. Enda undantaget kan möjligen utgöras av en vid Rossitten 4:10 1930 märkt sillmås, som återfunnits vid Roan, Fosna i Tröndelagen 10:7 1934 (Stavanger Mus. Årshefte för 1933—34 s. 69). Uppgift saknas visserligen om vilken underart fågeln tillhörde, men fyndplats och månad gör det troligt, att det var en norrman, som återvänt till hembygden. I så fall är detta det enda hittills kända fallet av flyttning österut av en västkustsillmås.[1])

[1]) Under korrekturläsningen har ingått ett brev från H. Tho. L. Schaanning, som meddelar, att sillmåsen med Stavangermuseets ring 40665, vilken märkts på Rott 7:7 1936, återfunnits vid Dakar, Senegal, Västafrika 7:1 1937. Detta intressanta fynd, som går så väl ihop med våra sydligaste har naturligtvis ej kunnat införas på vår översiktskarta.

Vidare tillkommer ett fynd av en på Jaeren 26:6 1936 märkt sillmås, som ertappats vid Fyns Hoved, Danmark 10:12 1936, således sannolikt en börjande övervintring.

Student Holger Holgersen meddelar i brev från Stavanger 10:2 1937 att han med Helgolandsringar märkt en del sillmåsar. Det är nu för sent att införa återfynden. Från sydvästra Norge äro 2, från de danska öarna likaledes 2 samt ett, märkt på Jaeren 2:7 1935 och funnet vid North Armesby, Middelsborough, Yorkshire, England 14:9 1935, det sista ingår i det från Schaanning ovan rapporterade.

Innan jag lämnar de i Norge gjorda fynden bör framhållas hur en i Westmoorland märkt engelsk sillmås, *Larus fuscus graellsi* A. E. Brehm, erhållits på Karmöy i Rogaland, norr om Stavanger, i september samma år han märkts. Ett ovanligt långt höstströvtåg, som annolikt sammanhänger med någon särskilt kraftig västlig storm.

* * *

Vi övergå nu till de sillmåsfynd, som grunda sig på märkningar i Östersjön. Utom våra egna, 12 till antalet, föreligga 8 hörande till Riksmuseet samt 36 finländska. Märkningsområdet är här mindre enhetligt, ty det omfattar utom Ångermanland även Stockholms skärgård och Gotland samt Åland och Finlands kuster. Någon återkomst av svenska fåglar till eller i närheten av födelseorten ha vi ej kunnat med ringmärkningarna påvisa. Men från Finland föreligger ett sådant fall.

D. 3339. Skopan, Kittelskär, Kyrkslätt (30 km SV om Helsingfors), Finland 21:7 1929 — Långholm, Hiitis, Finland 25:6 1932. Avståndet är visserligen dryga 110 km men för en mås är detta ringa. Möjligen har han följt en ångare på väg västerut och därunder förolyckats. (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

11092 D. Trutholmen, Ava, Lögdeå, Ångermanland 17:7 1930 — märkplatsen 17:8 1930. Ingen flyttning påbörjad.

9906 (RM). Hamnskär, Hartsö, Oxelösund, Södermanland 21:6 1928 — Västerviks skärgård, Småland 0:10 1935. I oktober ännu kvar c:a 135 km SSV om märkplatsen. (F. o. F. 1935, s. 278.)

25083 D*. Stora Karlsö, Gotland 5:7 1936 — Hasselö, Västerviks skärgård, Småland 24:8 1936. Höstströvtåg i västlig riktning, c:a 90 km.

D. 913. Finbo, Åland 10:7 1918 — Norrskärs fyr utanför Vasa 17:9 1918. Långt nordligt höstströvtåg, 330 km. Anföres därför, ehuru fyndet skett inom Finland. (Ornis Fenn. 1925, s. 37.)

D. 5053. Signilskär, Åland 2:7 1930 — Arholma, Stockholms skärgård 29:8 1930. Kort höstströvtåg, 40 km, i SSV riktning. (Mem. F. F. F. 1932, s. 133.)

H. 1231*. Ytterhalvan, Klåvskär, Åland 2:7 1934 — Gåsö utanför Saltsjöbaden, Stockholms län 10:8 1934. Tidigt höstströvtåg i SV riktning, c:a 150 km. (I. Välikangas i brev.)

D. 5035. Hammarudda, Jomala, Åland 27:6 1930 — Sivik, Skärså, 10 km N om Söderhamn, Hälsingland 22:8 1930. Höstströvtåg 200 km i NV. (Mem. F. F. F. 1932, s. 133.)

D. 5104. D:o 4:7 1930 — Hafsta, Hemsö, N om Härnösand, Ångermanland 10:8 1930 (i VÄLIKANGAS & HYTÖNEN, Mem. F. F. F. 1932, s. 133—134, felaktigt angivet till Hafsto). Tidigt höstströvtåg 290 km i NNV.

D. 6539. Tvärminne, Finland 3:7 1932 — Tullinge, c:a 20 km SSV om Stockholm 31:8 1932 (Märkår bör vara 1932 i stället för 1922, såsom till följd av tryckfel står angivet i, VÄLIKANGAS & HYTÖNEN Mem. F. F. F. 1933—34, s. 133). Höstströvtåg 310 km i VSV.

D. 3033. Signilskär, Åland 12:6 1930 — Skärlöv, Ölands östkust 13:9 1930. Höstströvtåg i SSV, 465 km. (Mem. F. F. F. 1932, s. 133.)

D. 5909. Tvärminne, Finland 3:7 1932 — Landsort, Södermanland 16:10 1932. Sannolikt början övervintring. 330 km i VSV. (Mem. F. F. F. 1934, s. 133.)

H. 2309. Klåvskär, Föglö, Åland 0:7 1933 — Marsviken, Oxelösund, Södermanland 25:2 1934. Tydligen en övervintrare. 250 km mot SV. (Mem. F. F. F. 1935, s. 92.)

D. 4589*. Espskärskubben, 23 km från Helsingfors, Kyrkslätt, Finland 19:6 1931 — Östergarn, Gotlands mellersta östkust 19:1 1935. En 3 år och 7 mån. gammal fågel, som tydligen övervintrar. (I. VÄLIKANGAS i brev.)

20359 D. Stora Karlsö, Gotland 27:6 1933 — Köpenhamn, Danmark 13:8 1935. Ett höstströvtåg, som möjligen är på väg att övergå i tidig flyttning. 375 km mot SV.

D. 3342. Lökhäll, Kyrkslätt (c:a 20 km SV om Helsingfors), Finland 18:6 1931 — Bakkendrup, Tissö (=Tissjö), Själland, Danmark 6:9 1932. 940 km mot SV. Höstströvtåg? Början flyttning, som möjligen kunnat bli övervintring? [1]) (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

1231 (RM.). Stora Karlsö, Gotland 2:7 1933 — Strandgården, Korsör, Själland, Danmark 10:10 1933. Sent höstströvtåg, möjligen början övervintring vid näringsrik plats. 475 km mot SV. (F. o. F. 1933, s. 269.)

---

[1]) Fynden under september—november kunna vara början övervintring eller flyttning, som sent kommit i gång. Jag har ej ansett mig vara säker om pågående flyttning förrän fågeln lämnat Östersjöns sydliga vatten. Ett sept.-nov.-fynd där kan ju lika väl härröra från en fågel, som tänker stanna. Fynd i december—februari har jag tolkat som övervintrare.

H [illegible] Eston, Föglö, Åland [illegible] — Storeheddinge, Själland, Danmark [illegible].10 [illegible]. Sent höstströvtåg el. början de övervintring. Avstånd 710 km mot S. (Mem. F. F. F. [illegible], s. 92.)

B [illegible] * Högholmen, Helsingfors 23.10 1916 — Kögeby, Själland, Danmark [illegible].11 1916. Sannolikt början de övervintring. (I. VÄLIKANGAS i brev.)

[illegible] (RM). Stora Karlsö, Gotland 2.7 [illegible] — Rudkjöbing, Langeland, Danmark (i F. o. F. [illegible], s. 47 står Laland i st. f. Langeland) [illegible].12 [illegible]. Övervintring vid näringsrik plats.

D [illegible]. Rönnbusken i Kyrkslätt, [illegible] km V om Helsingfors, Finland [illegible] [illegible] — utanför Assens, västra Fyn, Danmark [illegible].1 [illegible]. Övervintring. 1 040 km i SV. (Mem. F. F. F. [illegible], s. [illegible].)

D [illegible]. Espskärsskubben i Kyrkslätt, 24 km SV om Helsingfors, Finland [illegible] 1931 — Bøgeskoven, halvön Jungshoved, södra Själland, Danmark [illegible] [illegible]. Sannolikt efter övervintring. [illegible] km i SV. (Mem. F. F. F. 1934, s. 133.)

[illegible] (RM). Stora Karlsö, Gotland 4.7 [illegible] — Swinemünde, Tyskland [illegible] [illegible]. Höstströvtåg eller tidig flyttning. 44[illegible] km i SV. (F. o. F. 1936, s. 216.)

M [illegible] (RM). Rödlöga, Blidö s:n, Stockholms skärgård [illegible].7 [illegible] — Göhren, Rügen, Tyskland 22.10 [illegible]. Sen flyttning eller början de övervintring. (Jmfr not s. [illegible].) [illegible] km i SV. (F. o. F. 1926, s. 278.)

[illegible] (RM). Stora Karlsö, Gotland [illegible].7 [illegible] — 15 km V om Stolpmünde, Pommern, Tyskland [illegible].10 [illegible]. Samma förhållande som med närmast föregående. [illegible] km i SSV. (F. o. F. [illegible], s. 226.)

C [illegible]. Valsöarna, Replot, utanför Vasa, Finland 20.7 [illegible] — Hjerm (Venø bugt), Limfjorden, Jylland, Danmark 29.1 [illegible]. Övervintring. Men denna fågel har kommit in i en västlig riktning. (Jmfr följande 12672 D.) Detta är synbarligen mycket ovanligt för sillmåsar från Östersjön. 1 [illegible] km i SV. (Mem. F. F. F. 1931, s. 15.)

[illegible] Lågskär, Ytternäs, Jomala, Åland 22.6 1913 — Nykjöbing, Mors, Jylland, Danmark 1.3 1914. Fyndet är alldeles jämnställt med närmast följande. 7[illegible] km i VSV. (Medd. F. F. F. [illegible], s. 207.)

D [illegible]. Finbo, Åland 7.7 1918 — Nykjöbing, Mors, Jylland, Danmark i början av mars 1919. Kan vara på återväg eller ev. ha övervintrat. Under alla förhållanden har vederbörande kommit in på de västliga färdevägarna. (Ornis Fennica 2, 1925, s. [illegible].)

12672 D. Fälholm, nordvästra Gotland 1.7 [illegible] — Amsterdam, Holland 28.12 [illegible]. Tydligen en övervintrare i det »feta» landet. Han har slagit in på en västlig riktning.

Fynd av sillmås i Europa.
○ = märkta på Sverges västkust.
▲ = märkta på Sverges östkust eller på Gotland.
■ = märkta i Finland.

Samtliga „utomnordiska" återfynd av i Sverge och Finland märkta sillmåsar. Tecknen = föregående karta.

H. 1450*. Pernå, Hamnskär, Finland 16:8 1933 – Viborgska viken, 5 km SV om Viborg, Finland, sista dagarna av nov. 1933. Fyndet ligger inom Finland men anföres som bevis på ovanligt sent kvarstannande så långt norrut. Börjande övervintring i Östersjön? Eventuellt skadad? (I. VÄLIKANGAS i brev.)

D. 4953*. Enbusken i Kyrkslätt, 25 km från Helsingfors, Finland 21:6 1932 — Reval (Tallinn), Estland 10:8 1934. Tidigt höstströvtåg. 60 km mot S. (I. VÄLIKANGAS i brev.)

D. 4578. Espskärskubben i Kyrkslätt, 25 km SV om Helsingfors, Finland 19:6 1931 — bukten utanför Reval (Tallinn), Estland 15:11 1931. Börjande övervintring i så fall söderut i Östersjön? 60 km mot S. (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

D. 4576. D:o, d:o — nordkusten av Dagö (Hiiumaa), Estland 11:1 1932. Övervintrande. 155 km mot SV. (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

D. 811. Kyrkslätt, Finland 11:7 1927 — Libau (Liepaja), Lettland 20:6 1928. Översomrande ungdom. 450 km mot SSV. (Ornis Fennica 1928, s. 104.)

D. 3765. Signilskär-Hellmanskubb, Åland 20:6 1929 — Rossitten, Tyskland 9:8 1932. Ålder: 3 år och nära 2 mån. Höstströvtåg eller börjande flyttning? 560 km mot SSO. (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

H. 135. Kalkskär, Borgå, Finland 25:7 1931 – Rossitten, Tyskland 11:8 1933. Frigiven. Höstströvtåg eller börjande flyttning? 625 km mot SSV. (Mem. F. F. F. 1934, s. 133.)

D. - -7? Numret oläsbart. Återf. i Rossitten, Tyskland 8:8 1932. Gammal fågel på höstströvtåg eller börjande flyttning. (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

H. 2459. Ekenäs, Jussarö, Finland 14:7 1932 — 8 km S om Rossitten, Tyskland början av oktober 1932. Börjande övervintring? (Jmfr not s. 200) 560 km mot SSV. (Mem. F. F. F. 1934, s. 134.)

D. 3696. Lågskär, Hammarudda, Jomala, Åland 13:7 1928 — Hel (Hela, Danziger Bucht), Polen 12:9 1928. Börjande flyttning. 560 km mot S. (Mem. F. F. F. 1930, s. 17.)

5759 (RM.). Stora Karlsö, Gotland 27:6 1933 — mellan Hel och Heisternest, Danziger Bucht, Polen 17:7 1935. Ovanligt tidigt strövtåg. 290 km mot StO. Jmfr följande, nr 20546 D. (F. o. F. 1935, s. 232.)

20546 D*. Stora Karlsö, Gotland 4:7 1936 — Zoppot, Danzig 5:9 1936. Höstströvtåg eller börjande flyttning söderut. Ung. 310 km mot StO.

20334 D. D:o 26:6 1933 – Leningrad, USSR 28:9 1933. Höstströvtåg el. börjande flyttning på sydöstlig väg. Jmfr 12439 D och 12327 D här nedan. 770 km mot ONO.

D. 1738. Norrgadden, Jomala, Åland 5:7 1927 — Witebsk vid västra Düna, USSR 17:6 1928. Nära årsgammal fågel, antagligen fördröjd på hemresan, och översomrande där nere. 820 km mot SO. (Ornis Fennica 1928, s. 104.)

D. 5131. Signilskär, Åland 5:7 1930 — Woj. Stanistawów, Kr. Zydaczów, Gem. Piaseczna, Polen (52° 20′ N, 21° 30′ O) 0:11 1931. Andra hösten, flyttning österut. 875 km mot SSO. (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

12439 D. Östergarn, Gotlands mellersta östkust 19:6 1930 — vid floden Syd-Bug, nära byn Matschucha, Bratzlaw (48° 48′ N, 29° O), Tultschinsk, Ukraina 5:11 1930. Pågående flyttning eller möjligen början övervintring, vilket gäller även de båda följande. Omkring 1.120 km mot SO.

12327 D. D:o 19:6 1930 — Golivetzk, Kaliminsk (Kalinovsk: 49° 24′ N, 28° 36′ O), Vimmitzk, Ukraina 15:9 1930. Omkring 1.060 km mot SO.

12546 D. D:o 28:6 1930 — Nagyszöllös vid floden Tisza, Tjeckoslovakiet 8:11 1930. Omkring 1.025 km mot SSO.

D. 6048. Sarvsalö, Pernå, Finland 6:7 1933 — i närheten av Tschokraskin (18 km från staden Kertsch), Krim, USSR 24:9 1933. Lång, tidig flyttning; på väg mot Afrika? 1.875 km mot SSO. (Mem. F. F. F. 1935, s. 92.)

D. 4564. Rönnbusken i Kyrkslätt, 40 km V om Helsingfors, Finland 27:6 1930 — Sewastopol vid Svarta havet, USSR slutet av dec. 1931 (bör vara 1930) — ålder ½ år, enl. VÄLIKANGAS & HYTÖNEN i Mem. F. F. F. 1932, s. 133. 1.820 km mot SSO.

H. 102. Storhäll, Borgå skärgård, Finland 16:6 1931 — Mangalia Judetul, Constanta, Rumänien 28:10 1931. Pågående flyttning. 1.840 km mot S. (Mem. F. F. F. 1933, s. 63.)

12435 D. Östergarn, Gotland 19:6 1930 — Cattolica, mellan Rimini och Pesaro, Italien 10:12 1930. Mycket långsam flyttning, troligen rör det sig dock om övervintring på flyttningsvägen. 1.570 km mot StV. Har väl sannolikt kommit till Medelhavet den östra vägen.

1195 (RM.). Stora Karlsö, Gotland 2:7 1933 — Port Said, Egypten 0:10 1935. Sannolikt normal flyttning för Östersjöns sillmåsar. 3.080 km mot SSO. (F. o. F. 1935, s. 278.)

D. 3039. Eckerö, Signilskär, Åland 12:6 1930 — närheten av Alexandria, Egypten 0:1 1932. Övervintrande här. 3.300 km mot SSO. (Mem. F. F. F. 1933, s. 62.)

12551 D. Östergarn, Gotland 28:6 1930 — Ghirga, 420 km S om Kairo, Egypten (c:a 26° 13′ N, 32° O) 7:6 1932. Har tydligen blivit »översomrare» på flyttningsområdets södra del. 3.160 km mot SO.

D. 6266. Svartsten, Öjan, Gamla Karleby, Finland 19:7 1931 — Lukolela, vid Kongofloden, c:a 750 km från dess mynning, Belgiska Kongo, Centralafrika 4:9 1933. 7.225 km mot S. (Mem. F. F. F. 1934, s. 133.) Detta fynd hör till de märkligaste, som inrapporterats. Fågeln ifråga kan endera ha flyttat den västliga leden och från Atlanten gått uppför Kongo. Men det är lika möjligt, att han flyttat den östra leden samt vidare söderut efter Nilen och sedan sökt sig över till Kongos flodsystem och den vägen nått fyndplatsen. Föregående fynd, 12551 D, går väl ihop med detta antagande. Då skulle även efterföljande sillmås, 19710 D, kunna tänkas ha nått Atlanten på den östliga vägen och över Afrika.

19710 D. Stora Karlsö, Gotland 28:7 1934 — Keta (6° 16′ N, 1° 46′ O), Guldkusten, Västafrika 7:1 1935. 5.880 km i SSV. En östersjösillmås, som möjligen slagit in på den västra väg, vilken Kattegattsmåsarna följa. Jmfr 12672 D. ovan s. 201 nederst. Det är dock ej alldeles otänkbart att vederbörande nått fyndplatsen längs Nilen—Kongo.

Enligt Härms, Vogelberingung in Estland (Journ. f. Ornithol. 76, 1928, s. 495) äro av på Waikaöarna nära Ösel 49 märkta sillmåsar 2 återfunna, en vid Sarkau (Kurische Nehrung) i september och en vid Travemünde nära Lybeck i mars följande år. Det senare fallet tyder på övervintring i Östersjön. Båda gå väl ihop med finländarnas resultat.

Ehuru jag ej avser att här analysera de genom löjtnant P. Skovgaard utförda danska märkningarna av sillmås, bör dock följande framhållas. Arbetet är utfört på Graesholm, nära Bornholm; det handlar alltså om Östersjösillmåsar. Av de 29 återfynden är endast 1 från Europas västra kuster, nämligen Ostende. Från Östersjöns östkust, Estland till Gdynia, föreligga 8 fynd. 2 äro från Egypten. Alla de övriga 18 från södra Danmark, Skåne eller Pommern. Det ger en bild bra nog lik den, som de andra Östersjösillmåsarna erbjuda.

Någon översikt av de från Zoologisk Museum i Köpenhamn verkställda märkningarna har jag ej kunnat finna. Men i R. Hörring »Resultat af Ringmerkningerne i 1931—35» finnes (Medd. Dansk Nat Foren Bd 99, s. 374) infört ett enda fynd av sillmås. Den är märkt på Graesholm, Bornholm14:6 1934 och återfunnen vid Abukir

nära Alexandria 29:8 1935. Tydligen en mycket tidig flyttare (2:a året) eller sannolikare en, som översomrat därnere. Det är nog ej en för djärv gissning, att vederbörande följt den östra leden till Egypten.

När SCHÜTZ och WEIGOLD's utmärkta Atlas des Vogelzugs kom ut 1931, voro ännu jämförelsevis få sillmåsar märkta i Sverige och Finland, d. v. s. de land, som i detta sammanhang intressera oss. Uppgifterna om 2 vid Rossitten märkta genomflyttare, som återfunnits i Egypten, gå utmärkt ihop med vad vi funnit om huvudartens flyttning. Men jag vill även framhålla hur på tavla 79 (»Nebenkarte») i ovannämnda atlas området för »Rossittener Durchzügler» kommit att omfatta även västra Sverige. Nu föreliggande undersökning fastslår oriktigheten härav.

* * *

Som bekant anses de västsvenska och de norska sillmåsarna tillhöra en särskild underart, *Larus fuscus intermedius* SCHIÖLER, ljusare än huvudarten *Larus fuscus fuscus* L., som är hemma kring Östersjön och dess vikar, men mörkare än *Larus fuscus graellsi* A. E. BREHM (= *L. f. affinis* REINH.) från Storbritannien och Färöarna. Göteborgsmuseets rätt rika material visar verkligen en tydlig, ehuru ringa skillnad mellan de västsvenska och Östersjömåsarna. Dock ha vi en nära Göteborg 14:6 1865 fälld ♀ (av. eu. 1016) med tydliga ruvfläckar, som alltså häckat här, och som ej skiljer sig från den serie skinn, vi äga från svenska östkusten, Åland och Onega. Jag utgår emellertid från att de båda nu ifrågavarande underarterna i regel ha olika häckningsområden. Vidare håller jag för mer än troligt, att sillmåsarna normalt återvända till den trakt, där de äro födda. En del av de ovan anförda återfynden (s. 195) tyda därpå, och än bättre framgår detta av de s. 198 omnämnda två, som SCHAANNING fått i Norge.

Så långt vi kunna döma av hittills föreliggande återfynd, ser det ut som om huvudarten oftast skulle välja de östliga lederna söderut. Västkustens och Norges *Larus f. intermedius* gå däremot den västliga vägen till varma länder och hav.

Särskilt anmärkningsvärt är att huvudarten så ofta styr färden över land, eller rättare att den »östliga vägen», som kanske lika väl kunde benämnas den sydöstliga, alltid går över kontinenten. När jag erhöll de första uppgifterna från det inre av Ryssland, var jag mest böjd för att tro på felflygning. Skulle verkligen Östersjöstammen av vår mest utpräglade havsmås normalt ha sin väg söderut längs kontinentens floder och invatten? Vi uppmanade våra märkare att så mycket som möjligt lägga an på att ringa sillmåsar. Följden blev allt fler fynd längs de »östra lederna». Min vän VÄLIKANGAS, med vilken jag vid upprepade tillfällen i Helsingfors haft nöjet diskutera sillmåsens flyttning, har gjort liknande erfarenheter som vi i Göteborg.

Det finns emellertid åtskilligt, som i hög grad bidrager till att grumla och förvirra bilden av de olika sillmåsunderarternas flyttningar. Jag tänker härvidlag ej så mycket på höstströvtågen, fastän även de säkerligen nog spela in. De kunna vara rätt så långa och gå tydligen alldeles regellöst i snart sagt vilket kompasstreck som helst. Sådant kan ju lätt medföra att en sillmås från norra Östersjön eller dess vikar på hösten strövar till ett område, t. ex. bland de danska öarna, där han sammanträffar med måsar från västkusten. Så kan han lockas in på den västra leden. Andra söka sig senare sannolikt österut och uppför floderna.

Däremot spelar troligen sillmåsens vana att avbryta flyttningen och övervintra även i Östersjön en stor roll. Sillmåsar från dessa vatten stanna efter sina höstströvtåg kvar vintern över i Stockholm och i danska eller nordtyska hamnar eller på andra »feta» platser.

Sillmåsen är den mest utpräglade flyttfågeln bland våra måsar, dvärgmåsen möjligen undantagen. Om dennes flyttning känna vi ännu så litet. Sillmåsen går längre söderut än någon annan av dem. Dock, så vitt vi hittills veta, ej söder om ekvatorn. Men hans flyttning är i alla fall för närvarande ej »ren». Med sistnämnda ord skulle jag beteckna en flyttning sådan som våra tärnors, fisktärnan, den rödnäbbade och den kentska tärnans. De stanna ej norr om ekvatorn. Sillmåsen utnyttjar däremot sin förmåga att dra sig fram vid hamnar eller andra näringsrika orter.

Göteborg, 15. II. 1937.

Om Litorinagränsen i Haapavesi och diatomacéfloran på Suomenselkä.

Av

A. L. Backman och Astrid Cleve-Euler.

Mit deutschem Referat.

FÖRORD.

Föreliggande studie utgör en fortsättning på förff:s år 1922 utgivna arbete: Die fossile Diatomeenflora in Österbotten, vilket främst avsåg att belysa frågan om den nivå, till vilken Litorinahavet nått i Sievi, Pyhäjoki, Kärsämäki och Simo socknar. Värdet för L. G. i Simo har nyligen blivit rättat (Backman 1935). Motsvarande värden för Sievi och Pyhäjoki torde i stort sett vara riktiga. Då undertecknad sedan länge tvivlat på det höga värdet för L. G. i Kärsämäki har numera därstädes och i Haapavesi anskaffats nytt material för frågans belysande. Betydande svårigheter erbjöd det att finna fornsjöar på önskade nivåer. Det är dock ej anledning offra mera tid på hithörande undersökningar, som sedan några år i hela Österbotten fortsättas av magister Gunnar Brander.

För belysande av Östersjöbäckenets äldre skeden hava även lerprovserier insamlats uppe på Suomenselkä, främst i Kärsämäki, Pyhäjärvi och Lestijärvi.

Det av mig i fältet insamlade materialet är bestämt av fil. dr Astrid Cleve-Euler, som med sin rika erfarenhet även står för tolkningen av de enskilda diatomacéarternas vittnesbörd.

Vid pollenanalysen hava herr Viktor Ekstam och fröken K. Jokela biträtt. Tack vare prof. M. Sauramos tillmötesgående ha de mäktiga lersedimenten från Ahonperä, Alamaa och Saarineva blivit pollenanalyserade av fil. mag. Helmi Lindeman. Pollendiagrammen äro ritade av fröken L. Dammert.

Helsingfors Universitets Forstliga Institution i oktober 1936

A. L. Backman.

I. FYNDORTERNA JÄMTE KARAKTERISTIK AV DIATOMACÉFLORAN I DE UNDERSÖKTA PROVEN.

1 a. Haapavesi, Piipsanneva. H. ö. h. 97,5 m. Invid stora avloppskanalen, där denna gör en krök mot SE, c. 800 m från kronorån tillvaratogos 1934 följande prov:

N:o 1 1,70 m gråblå lera strax under gyttjan
» 2 1,77 m gråblå lera
» 3 1,85 m gråblå lera

TABELL 1. Piipsanneva 1 a (jfr 2 d, s. 215).

	1	2	3
Achnanthes dispar Cl.			r
Amphora ovalis Kg	fr.	r	
» pediculus E.			r
Caloneis Schilberszkyi v. gibba (Pant.)			rr
Campylodiscus hibernicus E.		r	
» noricus E.	fr.	r	fr.
Cocconeis disculus Schum. cum v. minor Font.			rr
Coscinodiscus septentrionalis Grun. incl. C. hyperboreus Grun.			fr.
Diploneis alpina Meist. cum v. subconstricta A.Cl.		r	
» domblittensis (Grun.) cum v. incisa A.Cl.		rr	+
» Mauleri v. borussica Cl.			r
Epithemia Hyndmannii W. Sm.			r
» turgida (E.) Kg cum v. Westerm. Kg		r	
Eunotia Clevei Grun.	r	c	fr.
Gyrosigma attenuatum (Kg) Cl.	rr	+	r
» Spencerii v. nodifera Grun.			r
Melosira arenaria Moore	fr.	+	
» islandica *helvetica O. M.	r	r	
Navicula Jentzschii Grun.			+
» scutelloides W. Sm.			r
» torneensis Cl.			r
» toulaae v. apiculata A. Cl.			r

I det understa provet n:o 3 är den bottniska, svagt halint betonade klarsjö- och Rhoicospheniafloran av äldre typ företrädd. Prov

n:o 2 visar ren Clevei-ancylus från något grundare vatten, och i n:o 1 äro diatomacéerna till följd av uppgrundningen nästan borta, då synbarligen ingen nyrekrytering skett efter den bottniska invasionen.

1 b. Piipsanneva. Borrprov tagna 1934 invid stora avloppsdiket c. 40 m nedanför kronorån. H. ö. h. 95,5 m.

N:o	4	0,60 m	gyttja	N:o	13	3,00 m	
»	5	0,65 m	lerhaltig sand	»	14	3,60 m	
»	6	0,80 m		»	15	3,80 m	seg blå lera
»	7	1,00 m		»	16	4,20 m	
»	8	1,60 m		»	17	4,40 m	
»	9	1,80 m	seg blå lera	»	18	4,80 m	styv, tegelfärgad varvig lera; nedtill turvis röda och blå skikt
»	10	2,20 m		»	19	5,00 m	
»	11	2,40 m		»	20	5,10 m	
»	12	2,80 m				5,15 m	morän

Gyttjan och strandtorven innehålla en rik subfossil flora av *Carex pseudocyperus, Lycopus europaeus, Najas flexilis, N. tenuissima, Sagittaria natans, S. sagittifolia, Sparganium ramosum.*

Den fullständiga Piipsanneva-serien 1 b visar enligt tabell 2 följande biologiska utveckling.

Den senglaciala leran upp till 5,0 m under ytan är steril, och ännu den sega blåleran på 4,2 m:s djup innehåller endast sparsamt skal av diatomacéer, tillhörande å ena sidan klarsjöfloran, å den andra (prov 18) några i salt resp. bräckt vatten levande arter såsom *Cocconeis scutellum* rr, *Coscinodiscus septentrionalis* rr och *Grammatophora oceanica* r.

Från 4 m uppåt blir mikrofloran av bottnisk typ hastigt rikare och bibehåller sig sedan i stort sett oförändrad genom drygt 3 m till prov 6, d. v. s. genom hela den postglaciala blåleran. Med undantag av ofta återkommande små *Coscinodiscus*-fragment träffades här ingen annan halin art än *Diploneis didyma* i 1 ex. (prov 7). I grundvattensbildningarna överst i leran decimeras den bottniska mikrofloran hastigt, och i gyttjan (prov 4) återstår därav endast *Melosira arenaria* r. Som enstaka nykomling möter här en »lapplandsform» *Melosira Roeseana.*

Först i lerproven 5—7, motsvarande serien 1 a, anträffades *Eunotia Clevei*, dock endast som enstaka ströfynd.

TABELL 2. Piipsanneva 1 b.

	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Achnanthes bottnica Cl.					r			r	r						
— calcar Cl.			r	r			r	r	r			r			
— delicatula Kg									r	r	r				
— dispar Cl.				r	r	r		r	r						
— elliptica Cl.					r			r	+			r			
— lanceolata (Bréb.) Grun.					r			r	+						
— obliqua (Greg.) Hust.								r	r						
Amphipleura pellucida Kg										r					
Amphora coffaeiformis v. borealis Kg				r	r	r		r	+			r			
— libyca E.		+					r		+	r		r			
— ovalis Kg cum v. gracilis E.		+		c			r		r	r	r	+			
— pediculus Kg		+						r	r			r			
Auomoeoneis sphaerophora (Kg)	r														
Caloneis alpestris (Grun.) Cl.								r	r						
— amphisbaena (Bory) Cl.									r						
— baltica A. Cl.									r						
— fasciata (Lgst.) Cl. cum v. lacunarum Grun.				r					r					rr	
— bacillaris v. fontinalis (Grun.) = Fontellii A. Cl.					r			r	r						
— Schilberszkyi (Pant.) v. gibba P.		rr		r					r			r			rr
Campylodiscus hibernicus E.	r	r		r		r	r					r			rr
— hibernicus v. transilvanicus Pant.	rr			r				r	r			r			
— noricus E.	r			r	r	r		fr.							
Cocconeis diminuta Pant.				r											
— disculus Schum. cum v. minor Font.	r	r			r	r	r	r	r	r	r	+			
— pediculus E.							r	r	r	r	r	r			
— placentula E.									r			r			rr
— scutellum E.															rr
Coscinodiscus septentrionalis Grun. incl. C. hyperboreus Grun.				fr.				fr.	fr.		fr.				rr
Cyclotella bodanica Eulenstein								r	r		r				
— comta v. radiosa Grun.				r	r		r	+	r	r	r				
— Kützingiana v. Schumannii Grun.				r				+	r	r	+		rr		
— operculata Kg				r			r	r	r	r					
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm. cum v. Brunii Pet.		rr	rr		r		r	r				r	rr		
— solea v. albaregiensis (Pant.)			r				r	r	r		r				
Cymbella amphicephala v. intermedia A. Cl.			r								r				
— aspera E.			r		r						r				
— cistula Hempr. cum v. maculata Kg									r	r					
— cuspidata v. Schulzii A. Cl.					r				r						
— Ehrenbergii Kg v. hungarica Pant.			r									r			
— helvetica Kg			r				r		r	r		r			
— lanceolata E.	2		r					rr		r	rr	r			
— lata Grun.		rr						r				r			
— leptoceras (E.) Grun.									r	r	r				
— obtusa Greg.		r							r			r			
— prostrata Berk.			r			r	r			r		r			
— sinuata v. antiqua Grun. et v. laticeps A. Cl.		rr	r	r	r		r		r	r	r				

	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
— turgida Greg.							r	r		r					
— » Kg cum v. caespitosa Kg									r						
Didymosphenia (Gomphonema) geminata (Ag.)												r			
Diploneis alpina (Meist.) cum v. subconstricta A.Cl.		r			r							r			
— didyma (E.) Cl.				rr											
— domblittensis (Grun.) cum v. incisa A. Cl.		r	r	c	r	r	r	—	c	r	r	-	r	r r	
— elliptica (Kg) Cl.			r	r		r		r	r	r		r	r		
— » v. ladogensis Cl. et v. ostracodarum Pant.			r	r			r	r	r						
— Mauleri Brun cum v. borussica Cl.		r	r	c	r	r	r	r	r	r		r			
— oculata (Bréb.) Cl.								r		r					
Epithemia argus Kg					r	r						r			
— cistula (E.)						r		r	r			r			
— Hyndmannii W. Sm.		r	r	r		r		r	r						
— sorex Kg				r	r	r	r	r	r	r	r	r			
— turgida (E.) Kg cum v. Westermannii Kg				+		c		r	r	r	r		r	r	r
— zebra (E.) Kg		r	r	+	r	r		r	r	r	r				r r
Eunotia Clevei Grun.		r r	r r	r											
— praerupta E. cum v. bidens Grun.														r r	r r
Fragilaria brevistriata Grun.			r					r							
— Heidenii Østr.						r									
— mutabilis v. intercedens Grun.		r	r	r	r	r	r	r	r			r			
Gomphonema constrictum E.				r r					r						
— intricatum Kg cum v. vibrio E.									r			r			
— » v. fossilis Pant.									r	r					
Gyrosigma acuminatum (Kg) Cl.				r					r						
— attenuatum (Kg) Cl.		r	c	+	r	r	r	r	r	r			r	r r	r
— Kützingii (Grun.) Cl.			r	r		r			r			r			
— Spencerii v. nodifera Grun.				+	r			r	c	r	r	r			
Grammatophora oceanica E.															r
Mastogloia Dansei Thw.										r					
— Grevillei W. Sm.									r	r					
— lacustris Grun.				r	r	r		r							
Melosira arenaria Moore	r			r		r		r r	r r			r			
— islandica * helvetica O. M.		r			+	+	+	c		r	r		r	r r	
— italica * subarctica O. M.				r	r	r	+								
— Roeseana Rbh.	r r														
— undulata Kg				r r	r r										
Navicula anglica Ralfs					r				r						
— anglica v. subsalsa Grun.							r					r			
— arata Grun.				r											
— arenariaeformis Pant.					r										
— bacillum E.								r	r						
— » v. lepida Greg.									r						
— cincta E.									r						
— clementis Grun.			r		r				r	r		r			
— cuspidata Kg						r									
— dicephala W. Sm.				r				r							
— fennoscandica A. Cl.		r	r	r				r	r						
— forcipata v. densestriata A. S.				r	r		r	r	-	r	r	r			

	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
— gastrum E. cum f. minor V. H.			r	r				r	r						
— » Jenisseyensis Grun.				r		r		r	r						
— » v. latiuscula Grun.				r											
— hasta Pant.									r						
— hungarica Grun.							r								
— » v. lüneburgensis Grun.							r		r	r					
— Jentzschii Grun.		r		r	r		r	r		r					
— lacustris v. apiculata Østr.							r	r	r						
— meniscus v. menisculus (Schum.)				r	r			r	r			r			
- oblonga Kg									r			r			
— placentula E.		r						r	r						
— » v. lanceolata Grun.			r	+								r		rr	
— » v. rostrata mh.					r	r	r								
— platystoma E. v. minor Schulz				r	r		r	r	+	r					
— radiosa v. dubravicensis Grun.									r						
— Reinhardtii Grun.									r						
— rhyncocephala v. antiqua A. Cl.									r						
— scutelloides W. Sm.		r	r	r											
— scutum Schum.						r			r		r		rr		
— Strösei (Østr.) A. Cl.									r						
— torneensis Cl.				r	r	r		+	r	r		r			
— toulaae v. apiculata A. Cl.			r	+			r	r	+	r		r			
— tuscula E.									r			r			
— valida Cl. & Grun.				r				r	r			r			
— viridula v. slesvicensis Grun.							r		r						
— vulpina Kg							r		r						
Neidium dubium (E.) Cl.									r	r		r			
— iridis (E.) Cl. f. minor									r						
» v. oblonga Østr.								r							
Nitzschia angustata v. antiqua Schum. (et v. acuta Grun.				r	r			r	r			r			
— recta v. gallica Brun.						r	r		r	r					
— sigmoidea v. armoricana (Kg) Grun.				r	r		r	r	+	r		r			
— tryblionella v. levidensis W. Sm.				r					r						
— vermicularis (Kg) Grun.								r	r	r					
Pinnularia divergens v. linearis Østr.								rr							
— major Kg				r				rr							
— viridis Nitzsch	fr.	fr.	r	r											
Rhoicosphenia curvata (Kg) Grun.					r		r		r			r			
Rhopalodia gibba (E.) O. M. cum parallela Grun.				r		r	r	r	r	r		r			rr
— gibba v. ventricosa Grun.			rr					r							
Stauroneis Smithii Grun. cum v. incisa Pant.				r			r		r						
Stephanodiscus astraea (E.) Grun. cum v. minutula Grun.			r	+	+	r	+	c	c	+	r		rr		
Surirella amoena Pant.				r		r			r	r	r	r			
— bifida A. Cl.									r						
— biseriata Bréb.				r								r			
— » v. bifrons Kg incl. S. helvetica Brun.			r	r				r	r	r		r			
— elegans E.				r											
— linearis v. constricta E.								r		r					

	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
— turgida W. Sm.			rr	r				r				r		rr	
— spiralis Kg								r	r	r					
Synedra amphicephala Kg									r						
— ulna (Nitzsch) E.									r						
— » v. danica Kg				r	r			r	r	r					
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kg, i huvudsak v. intermedia Grun.				+	+	r	+	+	+	+	r	+			
— flocculosa (Roth) Kg				r						r					
Tetracyclus lacustris Ralfs.															rr

2. Piipsanneva. Borrprov tagna på olika ställen år 1935.

2 a. Invid Piipsanoja, c. 0,5 km nedanför Likolampi, 2 km SW från lokal 1 b. Markytans h. ö. h. c. 93,8 m.

N:o 1. Generalprov av gyttja och lera från 1,0—1,3 m:s djup. — Capronii-scalaris-Melosira-gyttja med massförekomst av bl. a. den stora *Stauroneis nobilis* Schum. — Provets ganska rika mikroflora är i huvudsak införd i tabell 3 och diskuteras s. 217.

2 b. Omkring 0,5 km nedåt från föregående ställe. H. ö. h. c. 93,5 m.

N:o 4 0,70 m mörkgrå lera och dytorv.
» 3 0,80 m » »
» 2 0,95 m steril rödbrun lera (*Pinnul. major* v. *Kützingii* rr).

Diatomacéfloran i prov 3 och 4 framgår av tabell 3.

2 c. Samma plats som 1 b. H. ö. h. 95,5 m.

N:o 5. Generalprov från kontakten mellan gyttja och lera. Mycket mager bottnisk klarsjöflora (*Eunotia Clevei* r).

2 d. Samma plats som 1 a mitt på Piipsanneva. H. ö. h. 97,5 m.

N:o 6. Generalprov av den översta leran (20 cm) strax under gyttjan. Mager bottnisk klarsjöflora (*Eunotia Clevei* +).

Överensstämmelser och olikheter mellan dessa Piipsanneva prov framgå ur tabell 3, visande de viktigaste diatomacéarternas uppträdande.

TABELL 3. Piipsanoja-trakten och Piipsanneva.

		1	3	4	5	6
K	Amphora ovalis Kg	r	r	r		r
K	Campylodiscus hibernicus E.	r	+			r
K	— noricus E.		r			r
SK	Cymatopleura elliptica v. nobilis Hantzsch	r	r	r	r	r
	Cymbella aspera E.	r	+	+		
S	— cuspidata cum v. Schulzii A. Cl.	r	r			
K	— prostrata Berk.					r
S	— suecica A. Cl.	r				
S	— turgida Greg.	r				
K	Diploneis alpina cum v. subconstricta A. Cl.	r			r	r
S	— carpathorum (Pant.) A. Cl.	r				
K	— domblittensis Grun.				r	r
K	— elliptica v. ladogensis Cl.	r				
S	— finnica (E.) Cl.	r				
K	— Mauleri v. borussica Brun.					r
K	Epithemia Hyndmannii W. Sm.		r	r	r	
	— turgida cum v. Westermannii Kg	r	+	c	r	r
	— zebra (E.) Kg	c		+	+	
K	Eunotia Clevei Grun.		r	r	r	+
S	— formica (E.), robusta v. tetraodon Ralfs et veneris (Kg) O. M.	r				
K	Gyrosigma attenuatum (Kg) Cl.		+	+	r	r
S	Hantzschia elongata Grun.	r	r			
K	Melosira arenaria Moore		r			
	— ambigua O. M.	cc		r		
S	Navicula americana E.	c				
K	— gastrum v. Jenisseyensis Grun.	r				
K	— Jentzschii Grun.	rr				r
K	— scutelloides W. Sm.				r	
L	Nitzschia Brébissonii W. Sm.	+				
(L)	— scalaris (E.) W. Sm.	cc				
(L)	— tryblionella Hantzsch		r	r		
L	— — v. Victoriae Grun.	r				
V	Pinnularia cuneata cum v. reducta A. Cl.	r				
V	— distinguenda Cl.	r				
	— esox E.	+				
	— gentilis Donk., nobilis E.	r				
V	— major v. Kützingii A. Cl.	r	c	+		

		1	3	4	5	6
S	Stauroneis acuta W. Sm.	r				
V?	— nobilis Schum.	c				
K	Stephanodiscus astraea (E.) Grun.	r				
S	Surirella Astridae Hust.	r				
V	— Capronii Bréb.	+		r		
	— elegans E., robusta E. cum v. splendida Kg.	r		r		

I denna och följande tabell anger M marin form, K klarsjö- eller arenariaform, V värmeform, L litorinaform, R Rhoicospheniaform, N nordlig inlandsform och S saimaform (oligotrafent inlandsform).

Generalprovet 1 innehåller rester av en betydligt decimerad klarsjöflora med inblandning av värmeformer (Capronii-facies) och framför allt starka inslag av saimafloran, som torde ha inkommit över Suomenselkä. I Piipsanneva serierna 1 a och 1 b saknades saimafloran praktiskt taget fullständigt. — Floran i prov 1 vittnar om isolering från Baltikum och tillika om någon beröring med litorinavatten innan denna isolering ägt rum; observera de mer eller mindre halina *Nitzschia*-arterna.

I prov 3 och 4 möter i huvudsak en baltisk lagunflora av arenariaelement och riklig *Pinnularia major* i värmeformen v. *Kützingii*.

Förekomsten av *Surirella Capronii* och *Eunotia Clevei* jämte en antydan om bräckt vatten genom *Nitzschia tryblionella* synes datera lagren till litorinatidens början. Något direkt stöd härför få vi dock ej genom föreliggande här ej återgivna pollendiagram från andra delar av Piipsanneva.

Proven 5 och 6 uppvisa en tämligen fattig, rent bottnisk klarsjöflora utan vare sig inlandselement eller litorinaformer.

3. Haapavesi, Murakuja benämnda torvmarksodling nära **Ahonperä,** vid vägen till Piipsanneva och Lehonsaari, 1,3 km från stora landsvägen. — Markytans h. ö. h. 93 m.

Där ett odlingsdike skär Lehonsaari vägen upptogs år 1935 en fullständig profil genom grävning till 2,35 m och vidare genom borr-

ning till 5,25 m. Följande prov äro undersökta med hänsyn till diatomacéer. Jfr pollendiagram fig. 1.

N:o 20	107—113 cm	gyttja		N:o 16	200 cm		
				17	210 cm	mjuk grå lera	
		mjuk grå		19	230 cm		
21	113—125 cm	lera med		24	240 cm	ljusröd lera	
		gyttjelinser		25	260 cm		
7	125—135 cm			27	300 cm	grå (sand-) lera	
8	135—160 cm			29	350 cm	mjuk grålera	
9	160—185 cm			31	400 cm		
22	115 cm	mjuk grå		33	450 cm	grå (sand-) lera	
23	120 cm	lera		34	485 cm	rödbrun varvig	
13	170 cm			37	525 cm	lera	
14	180 cm						
15	190 cm						

Den artfattiga subfossila makrofloran i gyttjan och strandtorven omfattar bl. a. *Nuphar*, *Nymphaea* (ej anträffade i bottnen av Piipsanneva), *Carex pseudocyperus*, *Sparganium ramosum* och *Stratiotes aloides*, (*Najas*-arterna saknas).

Den rödaktiga glacialleran mot bottnen är som vanligt steril (prov 34, 37). — Överlagrande sandblandade lera i prov 33 innehåller enstaka skal av c. 16 arter, flertalet tillhörande klarsjöfloran, *Melosira helvetica* i flera ex. Vid 4 m:s djup (prov 31) sparsamt en något artrikare klarsjöflora.

Från och med prov 29 uppträder klarsjö-Rhoicosphenia-flora, som uppåt (27—25) är synnerligen artrik och vacker. Den rena klarsjö-Rhoicosphenia-floran kännetecknas (med hänsyn till frekvensen) främst av följande ledformer: *Amphorae*, *Cocconeis disculus* med v. *minor*, *Diploneis domblittensis*, *D. Mauleri* v. *borussica*, *Gyrosigma attenuatum*, *G. Spencerii* v. *nodifera*, *Navicula forcipata* v. *densestriata*, *N. Jentzschii*, *N. platystoma*, *N. torneensis*, *Stephanodiscus astraea* och i viss mån *Achnanthes elliptica*. *Melosira helvetica* är måttligt spridd. *Epithemiae* förekomma i relativt låg frekvens.

Prov 24 visar ren klarsjöflora: Ancylus med enstaka Rhoicosphenia former som *Cymbella lata*, men intet som tyder på litorina, utom de redan sparsamt inkomna *Gomphonema exiguum* v. *arctica* och

Gyrosigma distortum v. *Parkeri*. — Övergångsproven 17—19 mellan klarsjö- och litorinahorisonterna äro påtagligt diatomacéfattigare än övriga närmast över och under. Det är rätt vanligt, att litorinalager vila på sådana fattiga skikt.

Från och med prov 16 möta vi en mängd litorinaformer, jfr tabell 6, s. 236. Dessa prov utmärka sig också för en del andra nytillträdande eller rikligare uppträdande sötvattensarter av i nutiden vanlig typ, särskilt av släktena *Pinnularia* och *Surirella*, som tidigare nästan saknats. Karakteristiskt för litorinainslaget

Fig. 1. Pollendiagram från Haapavesi, Ahonperä. Bokstäverna a, b, c, d, e angiva pollenanalytiska lednivåer.

på denna lokal är framför allt invasionen av *Nitzschia*-former. Släktet var under den rena klarsjötiden ytterst svagt företrätt.

4. Haapavesi, Alamaa, odlad torvmark strax bakom trädgårdsskolan. H. ö. h. 103 m. — Genom grävning upptogs år 1934 en fullständig profil till 2,1 m djup; vidare fortsattes med borr till moränen, 5,10 m. — Se pollendiagram fig. 2.

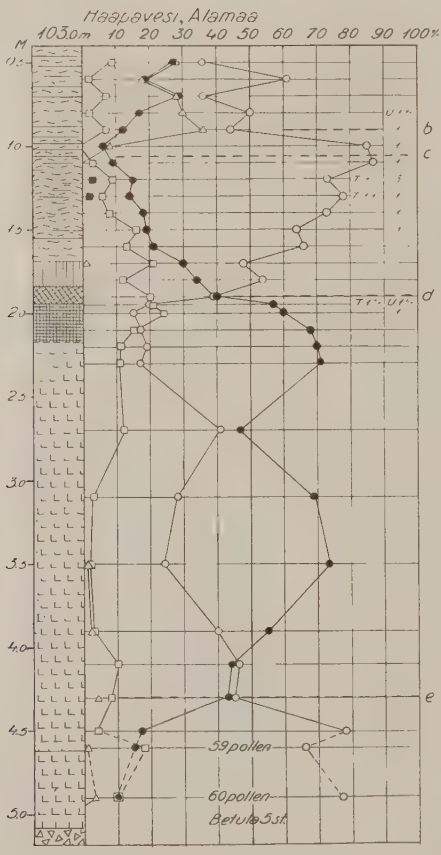


Fig. 2. Pollendiagram från Haapavesi, Alamaa. Tecken förklaring s. 219.

21	1,95 m	grågul lera, svagt gyttjehaltig
22	2,00 m	
23	2,05 m	
24	2,15 m	
25	2,25 m	gråblå lera; proven 27—31 sandiga
26	2,45 m	
27	2,85 m	
28	3,05 m	
29	3,45 m	4,4,—4,62 m seg gråblå lera
30	3,65 m	
31	4,05 m	
32	4,25 m	
33	4,65 m	rödbrun varvig lera
34	4,85 m	
35	4,95 m	
36	5,05 m	

Av anmärkningsvärda makrofossil förtjäna nämnas *Carex pseudocyperus*, *Lycopus europaeus*, *Nuphar luteum*.

Den sega, rödbruna bottenleran innehåller ytterst sparsamt inblandade kiselskal. I denna äldsta mikroflora ingå element av 1) den baltiska klarsjöfloran (*Gyrosigma*

attenuatum, *Diploneis Mauleri* v. *borussica*, även *Melosira helvetica*), 2) kallkärrfloran av nordlig inlandstyp (*Pinnularia streptoraphe*) samt 3) marina samhällen (*Rhabdonema*).

Med övergången till blåleran infinner sig en betydligt rikare, i huvudsak bottnisk klarsjöflora med *Gyrosigma attenuatum*, *Diploneis domblittensis*, *Melosira helvetica* och *Epithemiae* som tidigare ledformer. Associationen bibehåller sig hela blåleran igenom, varvid märkes att litoral- och bottenformer av släktena *Cymbella* och *Navicula*, *Achnanthes* (epifyter), *Rhopalodia* o. a., tydande på relativt grunt vatten, tydligt öka i antal från prov 30 uppåt, ovan det första sandinslaget. Enstaka skal eller fragment av marina eller brackvattensarter förekomma genom hela lerhorisonten upp till prov 26. I den översta lösa och sega leran försvinna de litorala och ammofila elementen åter mestadels, och floran blir fattigare genom förlust av många sådana bottniska arter, bl. a. *Mastogloiae*. Andra såsom *Campylodiscus*-arterna och *Diploneis Mauleri* med v. *borussica* trivas ännu, de förra t. o. m. under lergyttjans bildningstid, då *Diploneis*-arterna karakteristiskt nog decimeras och utgå. Nu inkomma i stället *Eunotia Clevei*, som dominerar lergyttjan jämte de stora *Epithemia*-arterna, *Melosira arenaria* och märkligt nog *Gyrosigma attenuatum*, som därmed visar sig äga en förvånansvärt stor ekologisk latitud. Men den bottniska klarsjöflorans mer granntyckta element äro borta.

Den översta gyttjan är mycket artfattig. Förutom kvarvarande *Eunotia Clevei* och *Melosira arenaria* har floran rekryterats med en saimaaform, *Eunotia formica* (r) samt stora koncentrationsformer av släktet *Pinnularia: cardinalis* och *distinguenda*. Intet i denna serie tyder på beröring med litorinavatten.

5. Kärsämäki, Saarineva myr, belägen vid landsvägen till Haapavesi, 1,5 km från sockenrån och 1,7 km från Mäenpää (Tulppo) gamla gästgiveri. Myren tillhör samma torvmarksstråk som Kintasalonräme (Backman och Cleve-Euler, lokal 17), på ett avstånd av 2 km från denna. — En fullständig profil upptogs år 1934 genom grävning (till 2,5 m) och borrning (3,75 m). H. ö. h. 111 m. Pollendiagram fig. 3.

Tvänne provserier äro undersökta:

C	1,70 m	gyttja
D	1,80 m	grå lera
E	1,90 m	
F	2,20 m	
G	2,40 m	
H	2,70 m	hårt packad sand
I	2,90 m	seg gråblå lera
J	3,30 m	rödbrun varvig lera
K	3,45 m	
L	3,60 m	grus

40	1,85 m	grå lera
41	1,90 m	
42	1,98 m	
43	2,05 m	
44	2,15 m	
45	2,25 m	
46	2,35 m	
47	2,45 m	sand

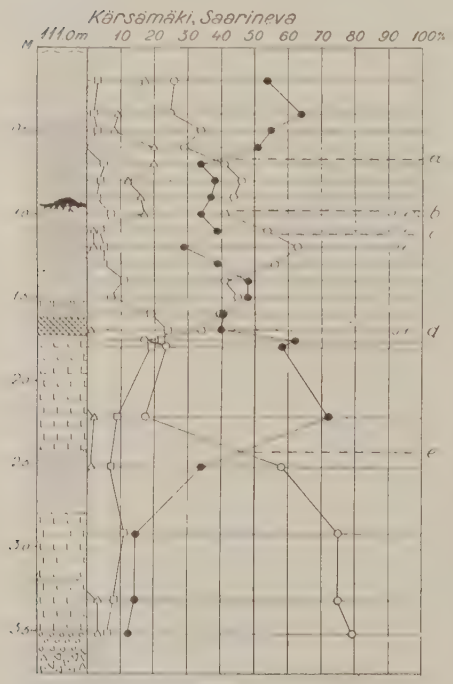


Fig. 3. Pollendiagram från Kärsämäki, Saarineva. Teckenförklaring s. 219.

Lergyttjan och strandtorven innehålla bl. a. rester av *Carex pseudocyperus*, *Lycopus europaeus*, *Najas flexilis* (rr), *Zannichellia polycarpa*. Den sistnämnda är i Österbotten en gammal invandrare, som anträffas på höga nivåer på Suomenselkä. Den indicerar alltså ej salt vatten.

Den rödaktiga glacialleran är steril med undantag för *Melosira helvetica* r, här liksom i östra Finland den första invandraren. Arten tilltager i antal i överlagrande sega blålera, som eljes endast uppvisar ett par pionjärer för den baltiska klarsjöfloran, däribland *Gyrosigma attenuatum*, och saimaformen *Tetracyclus lacustris* i

ett ex. Först i gråleran ovan det sandiga lagret (prov G) är klarsjöfloran rikt utvecklad. Enstaka marina och brackvattensinslag ända från blålerans botten till den övre gråleran (prov 45).

I lerans översta del, ovan prov 43, avtaga *Diploneis*-arterna starkt, varemot epifyterna *Cocconeis, Epithemiae, Rhoicosphenia* samt *Rhopalodia gibba* tilltaga; vattnet blir i viss mån av Tåkerntyp. Även här är *Gyrosigma attenuatum* allmän ända upp i gyttjehorisonten — prov 40 — men har i övre leran fått sällskap med insjöformen *Gyr. acuminatum*. Vid gyttjebildningens början infinner sig värmeformen *Anomoeoneis sphaerophora* och därefter *Fragilaria construens*, dock i ringa mängd. Av saimafloran ha blott enstaka fynd gjorts i profilens övre lager (*Achnanthes obliqua* i prov E, *Stauroneis acuta* i prov C). — *Eunotia Clevei* saknas helt och hållet.

Av halina former ha antecknats endast *Grammatophora oceanica* rr i lerans sandiga mittskikt (H) och *Hyalodiscus scoticus* i den övre grå leran (prov 45) samt dessutom *Mastogloia Smithii* med v. *amphicephala* — den senare ofta ingående i Rhoicospheniafloran — från samma sandiga mittskikt till lerans övre gräns; samtliga som ströfynd. Då *Campylodiscus clypeus* och *echineis*, halina Nitzschier o. s. v. alldeles saknas i serien, kan man ej tolka ovanstående fynd som inslag från Litorinahavet. — Gyttjan överst i profilen saknar alldeles halina inslag.

6. Kärsämäki, Kärsämänneva, belägen 1 km S om Kärsämänjoki, mellan Jänisoja och Syvänoja. H. ö. h. 116 m. — Pollendiagram fig. 4.

a	4,35 m	gulbrun gyttja
b	4,4—4,5 m	(lerblandad) sand
c	4,4 m	—»—
d	4,5 m	—»—
e—t	4,6—6,0 m	mjuk grå lera (10 cm mellan proven)

TABELL 4. Kärsämäki, Kärsämänneva.

		a	c	d	b	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o, p	r	s	t
R	Achnanthes bottnica Cl.													r					
K	— calcar Cl.									r	+	r	r	+	r	r	r		
R	— dispar Cl.											r		r		r		r	
	— elliptica (Cl.)							r	+	r	+	+	r	r	r	r	r		
R	— lanceolata (Bréb.) v. dubia Grun.										r		r					r	
KR	Amphora libyca E. v. vittata A. Cl.						r	r	+	+	+	+	+	+	+	+		r	
(K)	— ovalis Kg. cum v. gracilis E.					+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	
R	— pediculus Kg.					r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
R	— coffaeiformis Ag. v. borealis Grun.												r					r	
	Caloneis alpestris (Grun.) Cl.											r		r					
R	— Backmanii v. stauroneiformis A. Cl.											r						r	
R	— fontinalis (Grun.) = Fontellii A. Cl.									r					r				
R	— binotata A. Cl.								rr										
K	— ladogensis Cl. v. latestriata A. Cl.														r				
K	— latiuscula (Kg) Cl.									r			r		r				
R	— Schilberszkyi (Pant.) v. biconstricta Grun.					r						r			r	r	r	r	r
K	Campylodiscus hibernicus E.		r		r	r	r		+	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r
(K)S	— hibernicus v. transilvanicus Pant.								r		r	r	r		r	r	r	r	
K	— noricus E.		r	rr	r		r	r	r		r		r	r					
R	Cocconeis diminuta Pant.									+	+	r				+			
K	— disculus Schum.			r	rr				r		+	+	r				r	r	
K	— » v. minor Font.						r	r	r			+		r	r			r	
N	— flexella Kg								r										r
R	— pediculus E.								r										
(K)	— placentula E.								r	r		r							
M	Coscinodiscus radiatus E.							rr						rr	rr			fr	
K	Cyclotella bodanica Eulenst.											r		r		r	r	r	r
K	— comta E. v. affinis Grun.																r	r	
K	— Kützingiana v. Schumannii Grun.													r	+	+	r	r	
	— v. planetophora Fricke.															r	r	r	
R	Cymatopleura albaregiensis (Pant.) cum v. apiculata Ralfs														r		r	r	r
K	— elliptica (Bréb.) W. Sm.					r	r	r	r	r	+	+	+	r	+	r	r	r	+
K	— » v. Brunii Petit.					r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
(K)S	— » v. nobilis Htz.							r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
	Cymbella aequalis W. Sm.															r			
	— amphicephala Naeg.	rr		r														r	
	— aspera E.																r		
(K)	— helvetica Kg										r	r			r		r	r	
(K)	— lanceolata E.							r					r	r	r	r	r	r	r
R	— lata Grun. cum v. intermedia A. Cl					r		r		r	r				r	r	r	r	r
K	— leptoceras (E.) Grun.													r					r
K	— prostrata Berk.						r	r		r		r	r		r	r	r		r
R	— sinuata Greg. v. antiqua Grun.									r				r		r		r	
K	— splendens n. sp.						rr			rr									
	— tumida Bréb.							r											
S	— turgida Greg									r									

	a	c	d	b	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o, p	r	s	t
K Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. S.																r		r
K Diploneis alpina cum v. subconstricta A. Cl.				rr					r					r		rr	r	r
K — domblittensis (Grun.) Cl.					r		r			r		r				r		
K — » v. incisa A. Cl.		r	r	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
K — elliptica (Kg) Cl.					r									r		r	r	r
K — » v. ladogensis Cl. cum v. ostracodarum Pant.							r	r		r	r		r	r	r		r	r
K — Mauleri (Brun) cum v. borussica Cl		r	r	r	+		r	+		r	+	+	r	r	r	r		r	r
R — oblongella Naeg. v. fossilis Pant.													r				r	
— oculata (Bréb.) Cl.																r		r
R Epithemia argus Kg cum v. alpestris Sm		r	r	r			r	r		r	r		+	r	r	r	+	r	r
R — cistula (E.) Grun.								r	r		r			r	r		r	r	r
K — Hyndmannii W. Sm.		r		r	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	r	+
R — sorex Kg						+	r										r		r
R — turgida (E.) Kg cum v. Westermannii Kg			r	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	c	+	+
— zebra (E.) Kg				r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r		+	+	+	+
N Eunotia lapponica Grun.			r																
K Fragilaria mutabilis v. intercedens Grun.		r	r	r	+	+	+	+	+	r		+				r	r		
— intermedia Grun.													r	r					
Gomphonema constrictum E.										rr									
R — intricatum Kg v. fossilis Pant.										rr									
K Gyrosigma attenuatum (Kg) Cl.		r			+	+	r	+	+	+	+	+	r	+		+	+	r	+
R — Kützingii (Grun.) Cl.									r		r						r		
R — Spencerii (Sm.) v. nodifera Grun.							r	r	r	r	r	r	r	+		r	+	r	r
KR Mastogloia Dansei Thw.										r								r	
KR — Grevillei W. Sm.							r	r		r								r	
KR — lacustris Grun.					r				+	r	r	r							
K Melosira arenaria Moore	r	+	+	r	+	+	r	r	r	r	r	r	r	r		r		r	
(K)S — islandica*helvetica O. M.			r		r		r	r	r	r	r	r	r	r		r	+	+	r
Navicula anglica Ralfs									r		r								
R — — v. subsalsa Grun.								r			+		+			r	r	+	+
K — arverna Per. & Hér.								r											
— albinensis Grun.											rr								
— bacillum E.																	r		
R — bottnica Grun.														r				r	
— cocconeiformis Greg.										r									
R — cryptocephala v. veneta Kg											r								
R — fennoscandica A. Cl.		r								r	r								
K(V) — gastrum E.							r						r	r	r	r		r	
R — » v. exigua Greg.																r			
KR — » v. Jenisseyensis Grun. incl. N. Siofokensis Pant.						r			r	r			r	r		r			r
— gracilis E.														r		r	r	r	
R — hasta Pant.																r			rr
— integra W. Sm. v. conspicua n. v.																	rr		
K — Jentzschii Grun.		r					r		r	r	r		r				r	r	

		a	c	d	b	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o, p	r	s	t
R	— lacustris Greg. v. apiculata Østr.																r		r
R	— maculosa Donk.										r								
R	— meniscus v. meniscus (Schum.)									r									
R	— placentula E.						r	r			r	r	r	r	r		r	r	
V	— oblonga Kg.														r			r	
K	— scutelloides W. Sm.		r																
R	— rhyncocephala v. rostellata Kg.																r		
R	— platystoma E., huvudsakligen v. minor Schulz.												r	r	r	r		r	r
R	— Strösei (Østr.) A. Cl.										r	r	r		r	r		r	
R	— torneensis Cl.					+	r		r	r	r	r	r	r	r	r			
R	— toulaae Pant. v. apiculata A. Cl. incl. N. tuscula E. v. rostrata Hust.					r	r	r	r	r	r	r		r	r				
R	— scutum Schum.										r			+			r		
K	— hungarica v. lüneburgensis Grun.															r	r	r	
R	— viridula Kg													r					
R	— slesvicensis Grun.																		
K	— vulpina Kg												r	r					
R	Neidium dubium (E.) v. major Font.														r	r		r	
	Nitzschia linearis W. Sm.															r			
R	— recta Kg															r			r
R	— sigma Sm.v.sigmatella(Greg.)Grun.															r	r	r	r
R	— sigmoidea v.armoricana (Kg) Grun.														r		r	r	
	Pinnularia bogotensis Grun.											rr							
	— major Kg	r	r								r		rr				rr		
M	Rhabdonema arcuatum (Ag.) Kg.										rr								
R	Rhoicosphenia curvata Kg.											r		r		r	r		
K	Rhopalodia gibba (E.) O. M. — parallela Grun.											r		r	+	r	r	+	r
VS	Stauroneis acuta W. Sm.		r r																
K	— dilatata E.																		r
R	— Smithii v. incisa Pant.						r	r				r					r	r	
K	Stephanodiscus astraea (E.) Grun.					r		r		r	+		+	+	+	c	c	+	+
S	Surirella amoena Pant.														r r		r		
KR	— bifida A. Cl.												r		r				r
	— biseriata Bréb. cum v. bifrons Kg.														r	r	+	r	
K	— helvetica Brun.												r		r		r		
K	— spiralis Kg.								r	r	r				r		r	r	
	— turgida W. Sm.										r	r							
	— simplex n. sp.																	r	
	Synedra ulna v. danica Kg. et v. subaequalis Grun.																r	r	
	Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kg														r	r		r	

En synnerligen vacker och ren, »bottnisk» serie, erinrande om tidigare Kärsämäkiserier från 1922. En typisk klarsjö- och, särskilt i botten, Rhoicospheniaflora. Rhoicospheniaformerna upphöra ungefär mitt i serien, vid 5,5 m; mer utpräglat halina som *Nitzschia sigma* v. *sigmatella* tidigare. *Melosira arenaria*s tilltagande uppåt kan tyda på något grundare vatten, dock icke mer än att *Gyrosigmae* fortfarande trivas gott. Inlands- och Lapplandsformer saknas med enstaka undantag, märk bristen på Pinnularier och Eunotier. Detsamma gäller om epifyter som *Gomphonemae*. Övergången upptill i de sandiga lagren b—d medför i stort sett den bottniska florans försvinnande. Intet spår av litorinainflytande i sanden och gyttjan, ej heller någon märkbar nyrekrytering.

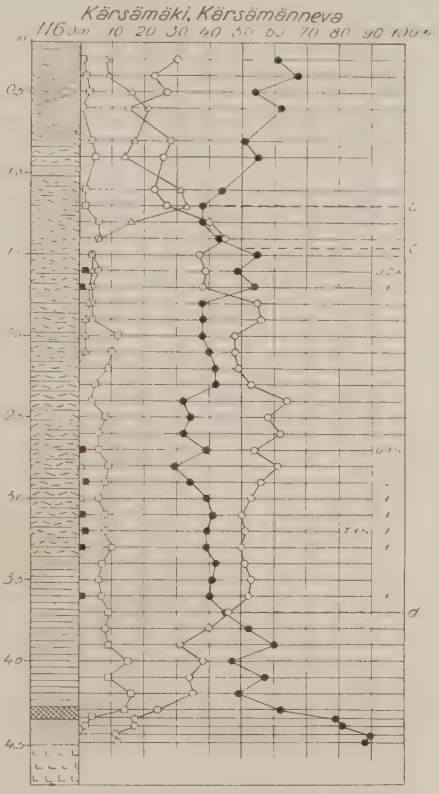


Fig. 4. Pollendiagram från Kärsämäki, Kärsämänneva. Teckenförklaring s. 219.

7. Kärsämäki, Hangasneva, belägen invid Pyhäntä sockenrå, W om Iso Lamujärvi. Mossen har avlopp W-ut mot Bottniska viken. H. ö. h. 138,7 m. — Pollendiagram fig. 5.

a 3,30 m grå gyttja
b 3,35 m —»—
c 3,40 m grå sand
d 3,50 m —»—

TABELL 5. Hangasneva.

	a	b	c	d
Achnanthes calcar Cl.				r
Amphora libyca E.	r	r	r	r
» » v. vittata A. Cl.		r		
» » ovalis Kg		r		
Anomoeoneis sphaerophora (Kg) Cl.		r	r	
Caloneis fontinalis Grun.				r
» silicula (E.) Cl.			rr	
» ventricosa (E.) Donk.				r
Campylodiscus hibernicus E.	rr	r	rr	
Cocconeis disculus Schum.				r
» placentula E.	r	+	r	r
» » v. intermedia f. minor Hér. & Per.		r		
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.	r		rr	
Cymbella aequalis W. Sm.		r	r	
» amphicephala Naeg.			r	
» aspera E.	+	+	+	+
» cistula Hempr. cum v. maculata Kg		r	r	r
» cymbiformis (Ag.) Kg	r	r	r	
» cuspidata Kg	+		r	
» helvetica Kg				r
» leptoceras (E.) Grun.	r			r
» Nerei Pant.				r
» sinuata Greg.				r
» tumida Bréb.			r	
Diploneis alpina Meist. cum v. subconstricta A.Cl.		rr		
» domblittensis v. incisa A. Cl.		rr		
Epithemia argus Kg	r	r	r	r
» cistula v. proboscidea Grun.	r			r
» Hyndmannii W. Sm.	+	+	+	+
» sorex Kg				r
» turgida cum v. Westermannii Kg	+	+	r	+
» zebra (E.) Kg	r	r	r	r
Fragilaria mutabilis v. intercedens Grun.		r	r	r

	a	b	c	d
Gomphonema acuminatum v. elongata W. Sm.	r			
» » v. laticeps (E.)V.H.		r		
» » v. trigonocephalaE.	r			
» » v. turris E.	+	+	r	
» apicatum E.			r	
» augur E. v. Gautieri V. H.		r		
» constrictum E.			r	r
» intricatum v. pumila Grun.	r			r
» olivaceum v. inflata May.		+	r	r
Gyrosigma acuminatum (Kg) Cl.	r			
» attenuatum (Kg) Cl.		r	r	
Mastogloia Dansei Thw.				1 ex
Melosira ambigua O. M.	r			
» arenaria Moore	r	r	r	
» islandia *helvetica O. M.			r	r
Navicula anglica v. subsalsa Grun.		r		
» cuspidata Kg	r	r	r	
» gastrum v. remote-striata A. Cl.			r	
» Jentzschii Grun.			r	+
» radiosa Kg			r	
» » v. dubravicensis Grun.		r		r
» scutum Schum.				r
» tuscula v. rostrata Hust.				rr
» viridula Kg			r	r
Neidium affine v. amphirhynchus E.	r		r	r
» iridis v. ampliata (E.) Cl.		r		
Nitzschia sigmoidea v. armoricana (Kg) Grun.				r
Pinnularia cuneata (Østr.) cum v. reducta A. Cl.	r	r		
» distinguenda Cl.	r	r		+
» esox (E.) Cl.		r		
» gentilis Donk.	+			
» major Kg	r	+	r	r
» mesolepta v. stauroneiformis Grun.	r			r
» nobilis E.	r	r	r	
» viridis Nitzsch				r
Rhopalodia gibba (E.) O. M.		r		+
» » v. ventricosa (Grun.) O. M.			r	
» parallela (Grun.) O. M.		r		

	a	b	c	d
Stauroneis acuta W. Sm.	+	r		
» anceps E.	r		r	r
» phoenicenteron E.	+	+		r
» » v. amphilepta E.		r		
Stephanodiscus astraea (E.) Grun.		r		
Surirella biseriata v. bifrons Kg		r		
» elegans E.	r	r		
» robusta v. splendida Kg		r		
Synedra capitata E.			r	
» parasitica (W. Sm.) Hust. cum v. subconstricta Grun.		r		
» ulna v. danica Kg	r	r	r	r

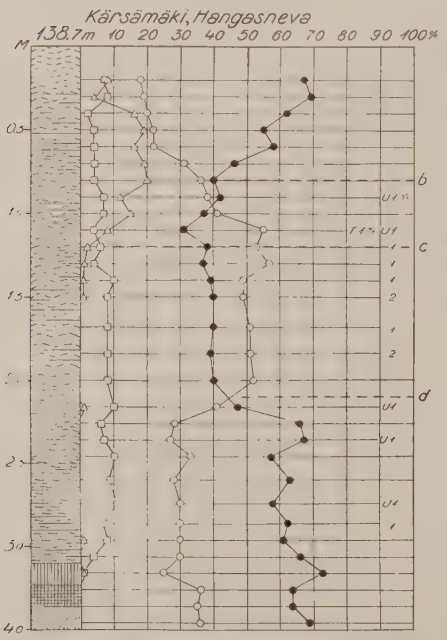


Fig. 5. Kärsämäki, Hangasneva. Teckenförklaring s. 219.

Även i denna högtbelägna serie är det bottniska inslaget tydligt och obestridligt, om än kvantitativt icke starkt, i jämförelse med t. ex. Kärsämänneva-seriens lerhorisont. I Hangasneva uppträda de ledande arenariaformerna mer eller mindre sparsamt med undantag av litoralepifyten *Epithemia Hyndmannii* och sandbottenformen *Navicula Jentzschii*. Karakteristiskt nog saknas klarvattensarterna av släktet *Diploneis* så gott som fullständigt; vi finna här nya bevis för deras starka beroende av klart och djupt vatten. I motsats härtill äro *Pinnu-*

laria-arter rätt allmänna; sådana saknas praktiskt taget i Kärsämänneva-leran. — Av litorinaformer eller marina arter har intet spår iakttagits.

8. Pyhäjärvi, Harvanlamminneva invid det likabenämnda träsket, 9 km från socknens N hörn. Mossen har avlopp mot sjöplatån i SE. H. ö. h. 148 m.

a	3,2 m	grågrön lergyttja (*Pinnularia nobilis* r, *Surirella robusta* v. *ovata* r)
b	3,3 m	mjuk grå lera
c	3,4 m	—»—
d	3,5 m	lös, grå sand, uppåt lerblandad; särskilt uppåt rik bottnisk klarsjöflora
e	3,6 m	
f	3,7 m	
g	3,8 m	
h	3,9 m	rödbrun lera med inlagring av grus (*Cymbella cistula* r, *Melosira islandica* * *helvetica* r)
i	4,0 m	grå (sand-)lera (*Melosira helvetica* r, *M. italica* **subarctica* r)
j	4,1 m	—»— , steril.

Det understa lagret är sterilt och ännu 20 cm högre upp innehåller den rödbruna leran endast enstaka *Melosira helvetica*, vilken här liksom i de östra platåsjöarna, bl. a. Höytiäinen, är pionjären. — Nedtill i den grå sanden, 3,8—3,7 m djupt, möter sparsam bottnisk *Navicula Jentzschii-Achnanthes elliptica*-flora med tunnsådda saimaformer, enstaka nordliga (*Eunotia lapponica*) och *Surirella Capronii*. Enstaka Pinnularier vittna jämte föregående inlandselement om tämligen grunt vatten. Sedan ökar den bottniska djupvattensfloran och kulminerar på 3,5 m djup (*Cyclotella, Melosira, Stephanodiscus*), alltså disker allmänna. Vattnet praktiskt taget sött, knappast Rhoicosphenia-miljö. Enstaka saimaelement; *Melosira italica* v. *valida* som får räknas dit är dock allmän.

I den grå leran (3,4 m) är *Gyrosigma attenuatum* fortfarande allmän, men koncentrationsformer börja visa sig, såsom *Pinnularia distinguenda* och *Cymbella Ehrenbergii* v. *hungarica*. Överst i leran är *Melosira arenaria* rätt allmän, i övrigt fattigt; enstaka saimaelement. — Lergyttjan nästan steril, enstaka *Pinnularia nobilis*, som är igenlandningsform.

Utvecklingen synes tala för en vattendjuposcillation. Ovan den mer eller mindre sterila bottenleran uppträder ett slags »semenhorisont» på 3,8 m djup. Sedan synes större vattendjup ha rått upp till 3,4 m, med starkare inslag av bottniskt klarsjövatten, så gott som sött, och därefter uppgrundning med enstaka värmeformer.

9. Pyhäjärvi, Leväsuo, 4 km S om föregående. Den stora, öppna mossen befinner sig på vattendelaren mellan tvenne bäckar med avlopp mot sjöplatån i SE. — H. ö. h. 154 m.

A	6	6,90 m	gyttja	*B.* Serien är tagen 20 m E om *A.*			
	7	6,95—7 m	grå sand				
	1	7,05 m	mjuk, grå lera		8	6,60 m	gyttja
	2	7,15 m			9	6,70 m	mjuk, grå lera
	3	7,25 m			10	6,80 m	
	4	7,35 m			11	6,90 m	
	5	7,45 m			12	7,00 m	

Serien A har en särskilt vid bottnen ganska rik och representativ bottnisk klarsjö-Rhoicosphenia-flora. Värme- eller koncentrationselement uppträda redan på 7,35 m djup och tilltaga raskt; först *Surirella Capronii* och sedan, från 7,05 m uppåt, en rik igenlandningsvegetation av *Anomoeoneis sphaerophora*, *Navicula oblonga* m. fl. Saimaelement äro med undantag av klarsjöformen *Cymatopleura elliptica* v. *nobilis* samt *Gyrosigma acuminatum* ytterst sällsynta och sporadiska. Anmärkningsvärd är den särskilt högre upp rikligt förekommande *Fragilaria bidens* Heib., en eljes sällsynt art.

Serien B liknar floristiskt A och visar underst en vacker bottnisk association, men igenlandningsvegetationen överst är vida svagare utvecklad.

10. Pyhäjärvi, Viitalamminneva, 2 km SSE från föregående, NW om Lahnakangas skogvaktaretorp. Avlopp mot sjöplatån. H. ö. h. 158 m.

15	5,35—5,40 m	grå lera strax under gyttjan	
16	5,45 m	grå lera	
17	5,55 m		
18	5,75 m		
19	5,85 m		

Serien visar underst steril glaciallera. Därovan följer saimaflora med rikliga nordfinska arenaria- och enstaka lapplandsformer såsom *Eunotia polyglyphis*. Överst en fattig bottnisk flora med något *Rhoicosphenia*-inslag och något rikligare sötvattens-Melosiror. Fortfarande enstaka saimaformer såsom *Tetracyclus*. — Liksom i Kärsämänneva (6) träffas den utpräglade stor- eller klarsjöarten *Stauroneis dilatata* i alla Pyhäjärvi-serierna.

11. Säräisniemi, Pelso mosse, invid E stranden av Tuulijärvi i socknens W hörn. H. ö. h. c. 106 m. — Ett sandprov från 2 m:s djup, strax under gyttjan innehöll endast:

Cymbella aspera	r	Epithemia zebra	—
C. lanceolata	r	Gyrosigma attenuatum	r
Epithemia Hyndmannii	c	G. Spencerii v. nodifera	r
E. turgida cum v. Westerm.	r	Melosira arenaria	+

I gyttjan anträffades bl. a. *Zannichellia polycarpa*. Det förtjänar nämnas att Lindberg i närheten av Tuulijärvi dessutom funnit

Stratiotes aloides	Myriophyllum spicatum
Potamogeton Panormitanus	Butomus umbellatus
Najas flexilis	Sagittaria natans

12. Lestijärvi, SE om den lika benämnda sjön, 2—4 km W om socknens E hörn.

A. Invid **Pikku Vänttäläinen** tillvaratogs år 1934 på 3,95 m:s djup strax under gyttjan prov på den endast 6 cm mäktiga leran. Träsket är beläget på själva vattendelaren mellan Bottniska viken och sjöplatån. — H. ö. h. 172 m.

Arenariaflora av värmefas (distinguenda-fas) med starkt inslag av saimafloran. Knappast Rhoicosphenia-inslag.

Nedanför Pikku Vänttäläinen tillvaratogos år 1935 ler- och gyttjaprov från tre torvmarker tillhörande ett och samma torvmarksstråk med avlopp inåt land.

B. Egyptinkorpi. H. ö. h. 166,7 m. Grå lera (5 cm mäktigt lager), 2,5 m under markytan. — Fattig Arenaria-saimaflora utan speciellt baltiska former.

C. Siliänneva. Grå lera (6 cm mäktigt lager), 2,6 m under markytan. — H. ö. h. 161,5 m. — Tämligen fattig, blandad Arenaria-saima-flora med enstaka baltiska inslag såsom *Mastogloia Grevillei* och *Nitzschia hungarica*. *Diploneis*-arter saknas.

D. Iso Vihtasenneva, invid avloppsdiket, 300 m nedanför sjön. H. ö. h. 154 m.

15 2,25 m (5 cm) ljusbrun gyttja
16 2,30 m } (13 cm) mjuk, ljusgrå lera
17 2,35 m }

Serien visar underst tydlig bottnisk flora, t. ex. med de karakteristiska, för den nordfinska Arenariafloran främmande *Diploneis domblittensis* v. *incisa* och *D. Mauleri* med v. *borussica*. Enstaka saimaformer i gyttjan.

II. OM LITORINAGRÄNSEN I HAAPAVESI OCH KÄRSÄMÄKI.

I vår tidigare undersökning (Backman und Cleve-Euler 1922) uppskattades med stor tvekan (s. 52) L. G. till 114 m i Kärsämäki socken. De där tagna provserierna från 112,7—120,3 m ö. h. lämnade ej genom sitt fossilinnehåll några indikationer, tydande på att litorinavatten nått orten, med undantag för serie 25 från Savineva. Myren ligger 119,5 m (pp. 117,5 m)[1]) ö. h., men icke desto mindre uppträda i det översta gyttjeprovet a, 2,95 cm u. y., brackvattensformer som *Amphora commutata* och *Grammatophora oceanica*. Dessa ansågos på sin tid av oss troligen (s. 15) vittna om ett inslag av litorinavatten; jfr även a. a. s. 52. Sedan det österbottniska materialet numera blivit väsentligen kompletterat och utökat måste man dock hänföra nyssnämnda brackvattensarter till en äldre brackvattenshorisont, för vilken *Amphora commutata* synes utgöra en ledform.

Kärsämäki, Jokineva 1922 N:o 40 antogs naturligt nog ha berörts av litorinavatten, då brackvattensformerna här äro jämförelsevis

[1] Här meddelade höjduppgifter äro rättade enl. kap. IV.

talrikt inströdda i leran och icke endast av »fjordform»-natur som exempelvis *Amphora commutata* och *Navicula Lundströmii*, utan till en del typiskt uppträdande i litorinalager, såsom *Grammatophora oceanica*, *Hyalodiscus scoticus*, *Melosira Borreri*. Men det har senare visat sig att även arter som de sistnämnda kommit in i Österbotten tillsammans med den äldre bottniska floran, och då där sådana entydiga litorinaformer som *Campylodiscus clypeus* saknas— vilket ju är regel i Österbotten — är man för säkra slutsatser hänvisad till mäktiga lagerserier med två någorlunda utdifferentierade brackvattenshorisonter. I Jokineva är profilen avbruten 2,0 m under torven, ehuru leran når 5—7 m:s mäktighet. Det låg då nära till hands antaga, att de anmärkta brackvattensformerna inkommit med litorinavatten, men säkert kan man ej veta detta, så länge den undre leran ej blivit undersökt. Jokineva ligger för övrigt i själva älvdalen och lagerföljden torde här med säkerhet ha blivit rubbad. Även av denna anledning är serien icke beviskraftig.

Det år 1922 (s. 51) gjorda påståendet att Piipsanneva (pp. c. 95 m) i Haapavesi skulle ligga u n d e r L.G. har ej kunnat bekräftas, trots att numera en 4,5 m mäktiga provserie (jfr tab. 2) jämte på olika ställen tagna enstaka prov (1 a, 2 a—d; tabell 3) blivit undersökta. På mycket svagt litorina inflytande tyda endast enstaka fynd av *Campylodiscus echineis* fr., *Nitzschia scalaris* cc och *N. tryblionella* v. *Victoriae* r. Ett ex. av *Diploneis didyma* i profil 1 b kunde möjligen även hänföras till litorinavatten, i motsats till de fynd av andra brackvattensarter i ä l d r e lerlager, som här indicera ett tidigare brackvattenskede (s. 3). Då det sålunda visat sig osäkert, huruvida Piipsanneva (95 m) alls haft beröring med litorinavatten var ett tydligare utslag önskvärt och erhölls 4 km därifrån invid Ahonperä (provserie 3), från 3 m lägre nivå. Däremot kunde från Kärsämäki ej erhållas någon lämplig provserie, då det var omöjligt finna fornsjöar på nivåer under 106 m.

Ahonperä-serien är synnerligen instruktiv. Den innehåller i likhet med andra större serier från trakten en rik bottnisk flora och därjämte talrika mer eller mindre halina inslag, som blivit sammanställda i tabell 6.

TABELL 6. Brack- och saltvattensformer, funna i Ahonperä -profilen, från Litorina- och Ishavssamhällen.

Provets n:o	29	27	25	24	19	17	16	15	14	13	Generalprov 9	8	7	21	Gyttja 20	23	22
(Amphora commutata)		r	r				r	r									
Campylodiscus clypeus						fr											
C. echineis																r	r
(Coscinodiscus septentrionalis)							fr										1 ex
C. sp.										1 ex							
Diploneis Smithii								r		r	r	r	+	r		+	
D. — v. rhombica													r			r	r
Gomphonema exiguum v. arctica					r			r		r							
Gyrosigma distortum v. Parkeri				r		r	r	+	+	r	+	+	c	c		c	+
Hyalodiscus scoticus												1 ex					
Mastogloia Smithii								r		r							
(M. — v. amphicephala)							r	r		r			r				
Navicula bottnica																r	
N. salinarum								r									
(N. viridula)				r						r	r	r					
(N. — v. rostellata)										r			r	r			
(Nitzschia hungarica)								r	r	r							
N. praelonga v. Backmanii										r							
N. scalaris															r	r	r
N. sigma v. rigida									r		r	r	r	r			
N. socialis v. baltica									r		r	+			r	r	r
N. tryblionella							r		+	+	r	r	r	+		c	+
N. — v. litoralis								r		r			r				
N. — v. salinarum						r		r		r							
N. — v. Victoriae							r	+	r	+	r	r	r	r		r	
Orthosira sculpta	r	r															
Synedra affinis								r			r						
Eunotia Clevei						r	r	r	r	r							

Av tabellen framgår att enstaka marina fynd äro gjorda så djupt ned i leran som i prov 29. *Orthosira sculpta* är en med *Paralia sulcata* besläktad eller möjligen identisk disk, varav enstaka skal ju tidigare vid flerfaldiga tillfällen anträffats inbäddade i Finlands äldsta postglaciala leror och icke kunna hänföras till inflytande från Litorinahavet. Beträffande den därnäst, i prov 27, uppträdande brackvattensformen *Amphora commutata* kan man ställa sig mera tveksam. Den är en vanlig litorinaform, men såsom erfarenheter även från Sverige bevisa, icke inskränkt endast till avlagringar ur Litorinahavet. Detsamma gäller *Mastogloia Smithii* v. *amphicephala* samt *Navicula viridula*, med v. *rostellata*, vilka av denna anledning blivit satta inom parentes, liksom även *Nitzschia hungarica*, vilken brackvattensart blivit anmärkt för Lestijärvi, Siliänneva 159 m ö. h. *Mastogloia Smithii* v. *amphicephala* ingår även i dryasförande lager vid Hornborgasjön i Västergötland 119 m ö. h. (Sandegren, Hornborgasjön 1916, s. 37). Från och med prov 24 uppträder sporadiskt *Gyrosigma distortum* v. *Parkeri*, som troligen är en litorinaform, men först från prov 16 uppåt är brackvattensinslaget av större omfattning och vittna de rätt talrika halina arterna om en märkbar höjning av mediets salthalt. *Eunotia Clevei* inkommer samtidigt med litorinafloran.

Vid Ahonperä (92 m) är litorinaavlagringen 90 cm mäktig, den 3 m högre belägna Piipsanneva underlagras åter av gyttja och lera, där endast spår av litorinainflytande kunnat skönjas. Däremot vittnar diatomacéfloran i Alamaa- och Saarineva-serierna från 101,3 resp. 109,4 m ö. h. ej om någon beröring med Litorinahavets bräckta vatten. Det synes alltså finnas grundad anledning att inom denna del av Haapavesi jämte närliggande del av Kärsämäki förlägga L. G. till 95 m.

Det visar sig sålunda att här likaväl som tidigare i Simo Munthe (s. 177 och 180) haft rätt i sitt tvivel på våra värden för L. G. och i sin uppskattning av L. G. till 45 à 46 % av A. G.

III. ANCYLUSFLORAN PÅ SUOMENSELKÄ.

Av

Astrid Cleve-Euler.

Provserierna n:o 6—12 från socknarna på vattendelaren (Suomenselkä) avse att belysa utvecklingen under finiglacial och ancylustid.

Rödbrun glaciallera[1]) är iakttagen nära bottnen från nivåer några m under L. G. vid Ahonperä (leran 88 m ö. h.) upp till Harvanlampi (leran 144 m ö. h.). Den underlagras överallt utom vid Ahonperä av en grålera, oftast av ringa mäktighet (5—30 cm).

Överst ha vi en ställvis (Piipsanneva) över 4 m mäktig g r å b l å p o s t g l a c i a l l e r a, ofta avbruten av upp till 40 cm mäktig, tämligen hårt packad sand; oftare är leran dock delvis starkt sandhaltig.

Den grå bottenleran är i Harvanlamminneva (pp. c. 149 m) underst steril, upptill hyser den sparsamt skal av *Melosira helvetica* och *subarctica*. En motsvarande, steril grålera finns också i bottnen av Viitalamminneva-serien (pp. c. 164 m), men överlagras här icke av rödbrun glaciallera. Där den sistnämnda lertypen är representerad i materialet är den också helt eller nästan steril. I Ahonperä antecknades inga diatomacéer i den rödaktiga bottenleran. Övriga fynd i dylika leror äro nedan sammanställda från Piipsanneva (P) c. 93 m ö. h., Alamaa (A) c. 101 m, Saarineva (S) c. 109,5 m och Harvanlamminneva (H) c. 146 m. Med undantag för *Melosira helvetica* förekomma samtliga arter endast i enstaka exemplar i anrikade prov.

S	Caloneis bacillaris	P	Eunotia praerupta
P	» Schilberszkyi	P	Grammatophora oceanica
P	Campylodiscus hibernicus	A, P	Gyrosigma attenuatum
P	Cocconeis placentula	A, H, P, S	Melosira isl. *helvetica
P	» scutellum	A	Pinnularia streptoraphe
P	Coscinodiscus cfr. septentrionalis	A	P. major v. Kützingii
H	Cymbella cistula	A	Rhabdonema arcuatum
A	Diploneis Mauleri v. borussica	P	Rhopalodia gibba
A	Epithemia turgida	P	Tetracyclus lacustris

[1]) Enligt Sauramo (s. 44) är den bildad under det isranden drog sig tillbaka från vattendelaren mot NW.

Härtill ansluter sig *Orthosira sculpta* (se s. 237) i Saarinevaprofilen strax ovan den röda glacialleran. Den samlade pionjärfloran gör ett ganska brokigt intryck, i det att den utgör en någorlunda jämn blandning av marina (is)havselement (*Cocconeis scutellum, Coscinodiscus-, Grammatophora-* och *Rhabdonema*-arterna), klarsjöelement (bl. a. *Diploneis Mauleri* v. *borussica, Gyrosigma attenuatum*), saimaelement — hit torde i främsta rummet *Melosira helvetica* kunna föras, vidare *Tetracyclus* — och rena sötvattensarter, varibland ett par äro av nordlig typ, näml. *Eunotia praerupta* och *Pinnularia streptoraphe*. — De marina arterna äro dock ej funna uppe på vattendelaren. Att sådana kunna nå ännu högre nivåer visar emellertid den 1922 undersökta leran från Perho (173 m ö. h.) med spår av *Coscinodiscus, Grammatophora* och *Rhabdonema*. Det låter sig dock ej göra att med ledning av föreliggande material inom äldre avlagringar särskilja de två horisonter, som med hänsyn till diatomacéfloran skulle representera Rho och Rha enligt Sauramo (1934).

Den övre, postglaciala gråleran är även stundom mycket diatomacéfattig i bottnen och vittnar då först småningom om den bottniska mikrovegetationens rika utveckling. Detta gäller om Ahonperä och Saarineva, och även om Piipsanneva, där kiselalgerna bli någorlunda talrika i leran först 1 m ovan kontakten mot den undre, rödbruna leran. På nämnda nivå är frekvensökningen i Piipsannevaprofilen ganska tvär.

I Saarineva är övergången från diatomacéfattiga till diatomacérika lager ännu skarpare markerad. Den äger rum mellan H och G i profilen sid. 8 och motsvaras här stratigrafiskt av ett i den mäktiga blåleran inskjutet sandlagers avlösning av den översta lerhorisonten. Huruvida denna övergång sammanhänger med en fortgående uppgrundning eller med en ökning av vattendjupet bör ju diatomacéflorans kvalitativa förändringar kunna vittna om. Efterse vi nu vilka element, som särskilt tagit fart i lager G, så befinnes det i främsta rummet vara ledande former för klarsjöfloran såsom *Gyrosigmae* och *Stephanodiscus* och framför allt *Diploneis*-arterna, vilkas stora värde som klarsjöindikatorer icke nog kan beaktas. Märk hur de åter gått tillbaka vid E i lerans översta del. I här relaterade förhållanden kan åtminstone icke jag (Cleve-Euler) se annat än bevis

för att en vattendjupsoscillation blivit registrerad i Saarineva under postglacial tid, varvid en första till sandlagrets bildning förande uppgrundning åter avlösts av ett skede med stigande vattenhöjd och avsättning av den översta gråleran. Den undre leran och sanden äro diatomacéfattiga; därefter ökas vattendjupet och de nya vattenmassor, som skölja in, föra med sig en betydlig ökning av mikrofloran.

Den oscillation jag ansett mig kunna följa i Saarineva, ger sig också tydligt tillkänna högre upp, på Suomenselkä. I Harvanlamminneva (sid. 12) överlagras den praktiskt taget sterila glacialleran av grå sand, en grundvattenbildning med inemot ett 60-tal diatomacéarter redan i bottenlagret 3,8 m under markytan. Floran har redan alla bottniska element, men i ringa individtal och uppblandade med några av Finska platåns saimaformer och framför allt med »lapplands»former, som här konstituera en semenhorisont. Allt vittnar om grunt vatten. När sanden uppåt blir mer lerblandad, försvinna lapplandsformerna, floran får mer klarsjökaraktär — dock ökar även saimadisken *Melosira italica* v. *valida*. Ökad frekvens för disker av släktena *Cyclotella* och *Stephanodiscus*, vidare av *Melosira helvetica* och av *Gyrosigmae* synes desslikes böra återföras på en ökning av vattendjupet parallellt med övergången från sand till lera i lager 3,8 –3,5. Även *Diploneis*-arterna synas bestyrka detta, ehuru Baltikum här uppe överhuvud taget icke nådde ett för deras fulla utveckling tillräckligt djup och en begynnande gyttjebildning hastigt gjorde slut på den »bottniska» mikrovegetationen.

IV. HÖJDUPPGIFTERNA FÖR ÖSTERBOTTEN.

Av

A. L. Backman.

De hos Backman und Cleve-Euler (1922) ingående höjduppgifterna (jfr Backman 1919 s. 9 och kap. II) måste här något rättas och fullständigas. För mellersta Österbotten föreligger precisions-

nivellement endast för järnvägssträckan Seinäjoki—Uleåborg och landsvägen Sievi—Pihtipudas. Det ligger sålunda i sakens natur att det ofta varit omöjligt att erhålla exakt höjd över havet, då detta förutsatt nivellement utefter landsväg längs en sträcka av ända till 90 km. Numera ställer sig frågan enklare efter det tillförlitligt nivellement erhållits för Ylivieska—Idensalmi banan samt för Pyhäjoki älv från Oulais till Pyhäjärvi. Utgående från dessa har det varit möjligt få ny kontroll på höjduppgifterna i Haapavesi, Kärsämäki och Pyhäjärvi.

1. Pyhäjärvi sjö. H. ö. h. 140,3 m (Backman 1919: 139 m).

2. Området på ömse sidor Kärsämäki—Pyhäjärvi sockenrå (Haapavesi reviers I III bevakningsområde). — Genom att förbinda områdets nivellement med en fixpunkt vid järnvägslinjen nära Komu station har framgått att alla höjdsiffror måste höjas med 2,2 m.

3. Kärsämäki, området söder om Pyhäjoki älv, vid gränsen mot Haapajärvi—Haapavesi sockengräns (V bev. omr.). — Förutsatt att Hydrografiska byråns senaste uppgift är riktig, att lågvattenytan för Kuusanjärvi är 126,8 m och högvattenytan 128,1 m, böra höjdsiffrorna för området höjas med c. 2,5 m (möjligen 3,0 m).

4. Kärsämäki, området mellan vägarna till Haapavesi och Piippola samt Piippola sockenrå (IV bev. omr.). — Efter det Pyhäjoki älv nivellerats utgående från precisionsnivellementets fixpunkt vid Oulais station förefinnes i Haapavesi vid bron till Nivala en tillförlitlig fixpunkt. Utgående från denna, vars h. ö. h. enligt lantbruksingeniör Aaro Luukko är 89,46 m, har numera kontrollnivellerats längs landsvägen till ryska topografkårens gamla fixpunkt invid Mäenpää (Tulppo) gård i Kärsämäki och därifrån vidare till den närbelägna kronomarken. Det visade sig att de gamla höjdsiffrorna måste höjas med 3 m.

5. De i föreliggande uppsats nämnda torvmarkerna Piipsanneva (N:o 1, 3), Alamaa (N:o 4) och Saarineva (N:o 5), vilka avse bestämmandet av litorinagränsen, äro alla nivellerade i förhållande till ovannämnda fixpunkt. Då dennas höjd över havet måste anses vara riktig, äro även höjduppgifterna för torvmarkerna ifråga riktiga. — En viss osäkerhet vidlåder endast punkterna (2 a och 2 b) invid Piipsanoja. Dessa äro dock belägna inom samma fornsjö, som nedre

delen av Piipsanneva (1 b), vadan passpunkten är densamma. Det är möjligt att större delen av Piipsanneva fordom intagits av en sjö, vars yta varit något högre belägen än den fornsjö, varav Likolampi utgör en rest.

6. Pyhäjoki, Hetetlampi kronopark: höjdsiffrorna böra höjas med 90 cm. Litorinagränsen befinner sig sålunda vid c. 106 m.

7. För Sievi äro höjdsiffrorna riktiga. — Litorinagränsen (Backman und Cleve-Euler) har bestämts till 104 m, som av mig (1935) ansetts utgöra ett minimivärde. Då magister G. Brander sommaren 1935 i Österbotten fortsatte sina studier rörande bl. a. fastställandet av L. G. var jag honom behjälplig att i Sievi, invid Eskola skogsjärnväg, uppsöka lämpliga fornsjöar. Därvid tillvaratogos från 10 fornsjöar gyttja och strandtorv i och för slamning. Det visade sig att 6 prov innehöllo frön av *Najas marina*, vilken art blott två gånger tidigare anträffats i Österbotten. Den är i Finland funnen subfossil endast i litorinaavlagringar, och härröra även Sievi fynden från samma tid. Om det högst belägna fyndet invid Ristilä haltpunkt (15 km från Eskola station), från 107 m:s nivå, tillhör ancylustid, vilket diatomacéfloran synes vittna om, är detta veterligen första gången arten i vårt land anträffats i en sötvattensavlagring. Det vore synnerligen märkligt, om det skulle visa sig, att arten nära sin forna nordgräns tidigare uppträtt i sött vatten.

LITTERATURFÖRTECKNING.

Backman, A. L., 1919 Torvmarksundersökningar i mellersta Österbotten. Acta Forest. Fenn. 12.

—»— 1935. Berichtigung zur Clypeusgrenze in Simo und Kärsämäki. Comm. Biol. Soc. Scient. Fenn. V. 2.

—»— und Cleve-Euler, Astrid, 1922. Die fossile Diatomeenflora in Österbotten. Acta Forest. Fenn. 22.

Cleve-Euler, Astrid, 1934. The Diatoms of Finnish Lapland. Comm. Biol. Soc. Scient. Fenn. IV. 4.

—»— 1936. Zur fossilen Diatomeenflora Österbottens. Manuskript.

Lindberg, Harald. 1915—16. Hvilka vittnesbörd lämnar fytopaleontologin om vårt lands och dess floras utvecklingshistoria sedan istiden — —. Öfvers. af Vet.-Soc. Förh. C. N:o 2.

Munthe, Henr., 1931. Litorinahavet, Clypeushavet och Limnaeahavet. Geol. Fören. i Stockholm Förh. Bd. 53, h. 2.
Sandegren, Ragnar, 1916. Hornborgasjön. Sv. geol. Unders. Ca.
Sauramo, Matti, 1926. Suomen geologinen yleiskartta. Lehti C 4, Kajaani. Maalajikartan selitys. Geolog. komm. i Finland.
—»— 1934. Zur spätquartären Geschichte der Ostsee. Comptes Rendus de la Soc. géol. de Finlande. 8.

Deutsches Referat.

ÜBER DIE LITORINAGRENZE IN HAAPAVESI UND DIE FOSSILE DIATOMEENFLORA AUF DEM SUOMENSELKÄ.

Die vorliegende Mitteilung bildet eine Ergänzung zur Arbeit der beiden Verfasser 1922: Die fossile Diatomeenflora in Österbotten, und bezweckt eine genauere Bestimmung des höchsten Standes des Litorinameeres in Haapavesi und in benachbarten Teilen von Kärsämäki in Österbotten. Die älteren Entwicklungsphasen der nördlichen Ostsee werden ferner durch Untersuchung der Diatomeen in Probeserien aus dem Suomenselkä beleuchtet. Das Material hat Backman eingesammelt und die darin enthaltenen Diatomeen sind von Cleve-Euler bestimmt worden.

Im Kap. I werden 15 Plätze beschrieben, von woher neue Probereihen von Ton und Gyttja zur Untersuchung gelangten. Nur betreffs der wichtigeren Plätze sind vollständige Artenlisten beigelegt worden.

Im Kap. II wird gezeigt, dass die L. G. in Kärsämäki im Jahre 1922 (S. 52) mit 114 m ü. d. M. preliminär zu hoch verlegt wurde. Es konnte dargetan werden, dass die dort gefundenen Brackwasserarten aus einer älteren, salzigen Phase des Bottnischen Busens stammten. Die Diatomeenflora in den neuen Profilen aus Saarineva (5) und Alamaa (4), 111 bzw. 103 m ü. d. M. weist keinerlei Spuren eines Einflusses von Litorinawasser auf. Dagegen ist ein neues Profil aus Ahonperä äusserst lehrreich. Es enthält im obersten Meter des Tones (S. 236) eine unzweideutige Litorinaflora mit einigen, den älteren Schichten fremden, halophilen Arten. Da ferner auch die Probeserien aus Piipsanneva, 95—96 m ü. d. M. einen

schwachen Einfluss des salzigen Litorinawassers aufweisen, dürfte die L. G. in Haapavesi und in den benachbarten Teilen von Kärsämäki ca 95 m ü. d. M. gelegen sein.

Im Kap. III (A. Cleve-Euler) wird die Schichtenfolge aus finiglazialer und borealer (Ancylus-) Zeit in erster Linie auf der Wasserscheide von Suomenselkä studiert. Es liegt dort überall (ausser in Ahonperä, 88 m ü. d. M.) bis in einer Höhe von 144 m auf gräulichen, wenig mächtigen Bodenton ein roter Glazialton. Dieser ist von einem m. od. wen. sandigen, oftmals von sandigen Lagern interfoliiertem, bis >4 m mächtigen blaugrauen postglazialen Ton bedeckt.

Im Bodenton wurden nur *Melosira *helvetica* u. **subarctica* gefunden, im roten Ton ausserdem nur äusserst vereinzelt eine sehr heterogene Pioniärflora aus marinen und Klarseeformen, sowie aus oligotraphenten Binnenlandformen von nördlichen bzw. von »Saima»-Typus. Die marinen Arten erreichen hier nicht die Wasserscheide, wurden jedoch in 1922 bis zu Perho, 173 m ü. d. M., gefunden.

Der postglaziale Ton wird in Saarineva erst im Niveau H—G plötzlich reicher an Diatomeen vom Klarseetypus (*Diploneis*-Arten u. a.), was mir auf eine neue Zunahme der Wassertiefe zu deuten scheint.

Im Kap. IV (A. L. Backman) werden die früheren Höhenangaben von 1922 z. T. berichtigt. Die Niveaus auf beiden Seiten der Kärsämäki–Pyhäjärvi-Grenze müssen mit 2,2 m und die aus dem nördlichen Teil von Kärsämäki (1922 Serien 16—28) mit 3 m erhöht werden. Im Staatsforst Hetetlampi, Pyhäjoki müssen die Ziffern mit 0,9 m erhöht werden; die L. G. liegt somit etwa 106 m ü. d. M.

Die Werte aus Sievi (1922 Serien 33–38) sind zulässig. 104 m ist ein Minimumwert für die L. G. (Backman 1935). Spätere subfossile Funde von *Najas marina* auf 107 m Höhe könnten auf einen hierher reichenden Stand des Litorinameeres hindeuten.

Bemerkungen zur Systematik der gefundenen Kieselalgen nebst Beschreibung einiger neuen Formen werden bald anderswo veröffentlicht werden.

Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. IV. Bestandesschwankungen beim Amphipoden Corophium volutator.

Von

Sven G. Segerstråle.

Aus dem Wasserbiologischen Laboratorium der Societas Scientiarum Fennica und aus der Zoologischen Station Tvärminne.

Das Vorkommen starker Bestandesfluktuationen ist ja für zahlreiche Tierformen längst bekannt. Es braucht hier nur an die für verschiedene Nutzfische, wie den Hering, gemachten diesbezüglichen Feststellungen erinnert zu werden. Dank verschiedener Untersuchungen aus den letzten Jahrzehnten wissen wir, dass auch die niedere Tierwelt des Meeres- und Seebodens starken Bestandesschwankungen unterworfen sein kann. Unter den Forschern, die Angaben hierüber geliefert haben, sind Broch (1914), Boysen Jensen (1919), Alm (1922), Blegvad (1925), Lundbeck (1926), Stephen (1928, 1931, 1932), Hagmeier (1930) und Thamdrup (1935) zu erwähnen.

Auch bei den vom Verf. ausgeführten Untersuchungen über die Bodenfauna an der Südküste Finnlands ergaben sich starke Jahresschwankungen. Solche wurden für folgende Tierformen festgestellt: *Nereis diversicolor* Müll., *Cardium edule* L., *Macoma baltica* (L.), *Pontoporeia affinis* Lindström, *Corophium volutator* (Pall.), *Mesidotea entomon* (L.) und die Chironomidenlarven (Segerstråle 1933 b, 1937).

Für die Chironomidenlarven und *Pontoporeia affinis* sind die betr. Ergebnisse in den ebenerwähnten Arbeiten des Verf. näher erörtert worden. Im folgenden sollen die für *Corophium volutator* nachgewiesenen auffallenden Bestandesfluktuationen eine eingehendere Be-

handlung finden. In der bisherigen Literatur über die Art liegen nur wenige Angaben über Schwankungen im Bestande vor (Thamdrup 1935).

Die zu behandelnde Amphipodenart ist längs der Küsten Europas, vom südwestlichen Norwegen und der Ostsee bis zum Adriatischen Meer verbreitet und kann in der Gezeitenzone, z. B. an den Küsten Dänemarks, in ungeheurer Menge vorkommen (Stephensen 1928). Sie bohrt U-förmige Röhren im Bodenschlamm und ernährt sich von den organischen Bestandteilen desselben (Hart 1930). In der Ostsee geht *Corophium volutator* bis in die inneren Teile des Finnischen und des Bottnischen Meerbusens (Hellén 1919). In den von mir untersuchten Schärengewässern an der Nordküste des Finnischen Meerbusens tritt der Krebs in der Uferzone allgemein auf; besonders reichlich findet er sich an geschützten Lokalitäten oberhalb ungefähr der 5 m-Tiefenlinie.

Das Material, auf dem die folgende Darstellung fusst, stammt aus dem Untersuchungsgebiet in Tvärminne (s. die Karte in Segerstråle 1933 a, S. 8, Abb. 1) und zwar aus der Bucht Krogarviken bei der Zoologischen Station (Stat. I auf der Karte in Segerstråle l. c., S. 9) her. Die Tiefe ist hier 2.5—3 m, der Boden besteht aus Gyttja. Der Salzgehalt beträgt im Mittel etwa 5—6 $^0/_{00}$. (Näheres über die Naturverhältnisse der Bucht in Segerstråle l. c.) An der Station wurde in den Jahren 1928 -1931 zu verschiedenen Jahreszeiten mit dem Bodengreifer nach Ekman-Birge (Greiffläche des benutzten Apparates 234 qcm) *Corophium*-Material eingesammelt. Von diesen Proben werden unten teils die aus dem Vorsommer (Anfang Juni), teils die aus dem Herbst (Ende September—Anf. November) berücksichtigt, die zusammen eine Auffassung von der jahreszeitlichen Schwankung geben. Für die Periode des starken Rückganges in den J. 1929 und 1930 führe ich daneben auch Daten aus verschiedenen anderen Jahreszeiten an. Was die Anzahl der Proben betrifft, auf die sich die berechneten Mittelwerte gründen, schwankt sie zwischen 10 und 20.

Wie im ersten Teil der vorliegenden Veröffentlichungsreihe erwähnt wurde, kamen zur Gewinnung der Bodentiere aus dem mit dem

Greifer heraufgeholten Schlamm zwei Siebe mit einer Maschenweite von 0.5 bzw. 1 mm zu Verwendung. Im folgenden wird für die aus dem Frühling und Vorsommer, zu welcher Zeit die Jungen noch nicht ausgeschlüpft sind, herrührenden Fänge nur die vom gröberen Sieb zurückgehaltene *Corophium*-Menge berücksichtigt, während die Werte aus dem Herbst, wo die Fortpflanzung eben abgeschlossen ist (vgl. unten) und also zahlreiche Junge vorkommen, sich auf das Vorkommen der Art in beiden Sieben beziehen. In beiden Fällen geht, wie sich gezeigt hat, ein Teil der in den Proben vorhandenen Tiere verloren und zwar im Frühling-Vorsommer bis zu etwa 5 %, im Herbst etwas über 10 %; wie wir sehen, beeinträchtigt aber dieser Umstand nicht im nenneswertem Grad die Zuverlässigkeit eines Vergleiches der Abundanzverhältnisse in den betr. verschiedenen Jahreszeiten.[1])

Im Herbst 1931 wurde nur das gröbere Sieb gebraucht; um vergleichbare Werte zu erhalten, habe ich auf Grund der im Herbst der übrigen Jahre gewonnenen Erfahrungen eine Korrektion vorgenommen.

[1]) Da die von mir gemachten Feststellungen betr. das Verhältnis zwischen Körpergrösse und Verlustprozent bei unserer Art für künftige Untersuchungen von Bedeutung sein können, mögen einige nähere Daten hierüber mitgeteilt werden.

Für das gröbere Sieb (1 mm) ergaben sich folgende Verlustprozente:

Körperlänge (mm) (Stirn—Spitze der III. Uropoden)	*Verlustprozent*
bis 2	bis 100
2.5	etwa 90
3	etwa 60
3.5	etwa 30
4	gegen 10
5	0

Für das feinere Siebnetz (0.5 mm) ergeben sich ex analogia dieselben Verlustprozente für halb so grosse Tiere (die neugeborenen, also kleinsten Tiere haben eine Länge von 1.2—1.3 mm). Es ist zu beachten, dass bei meinen Untersuchungen das Sieben durch Schütteln mit der Hand an der Wasseroberfläche ausgeführt wurde; beim Spülen mit einem Wasserschlauch geht sicherlich der Krebs in bedeutend grösserer Menge durch das Siebnetz verloren.

Die Fortpflanzungszeit (Zeit des Auftretens trächtiger Weibchen) dauert im Untersuchungsgebiet in Tvärminne etwa von der späteren Hälfte des Mai bis Ende September—Anfang Oktober; die ersten Jungen schlüpfen etwa um die Monatswende Juni—Juli aus. Die meisten der in einem Sommer geborenen Tiere sterben schon im folgenden Sommer und Herbst ab und werden also nur ein Jahr alt.

Wir gehen sodann zu den Ergebnissen der Probenentnahme über. Diese gehen aus Tab. 1 und Abb. 1 hervor.

Tab. 1. Individuenzahl von Corophium volutator in der Krogar-Wiek in Tvärminne in den J. 1928—1931. — Die Werte aus dem Juli 1928 und 1929 beziehen sich nur auf den Elternbestand.

Zeit		Anzahl der Proben	Untersuchte Bodenfläche (qm)	Anzahl der Tiere in je 5 Proben				Anzahl der Tiere pro qm
1928	V 31—VI 2	20	0.47	12	24	27	51	244
	VII 31	20	0.47	16	19	21	29	182
	IX 30	10	0.23	523	747	—	—	5429
	XI 1	10	0.23	422	563	—	—	4210
1929	V 16	15	0.35	361	371	374	—	3151
	VI 11	20	0.47	187	189	209	216	1712
	VII 29—30	20	0.47	7	8	11	23	105
	XI 4—5	20	0.47	166	217	221	226	1774
1930	IV 12	10	0.23	38	41	—	—	338
	V 14—17	20	0.47	11	13	17	47	188
	VI 10	20	0.47	0	0	0	2	4
	X 2	10	0.23	6	13	—	—	81
	XI 1	10	0.23	2	27	—	—	124
1931	VI 11	20	0.47	3	5	6	12	56
	X 1	10	0.23	177	289	—	—	1992
	XI 10	10	0.23	195	234	—	—	1834

Wie wir sehen, hat das Vorkommen unseres Krebses in der erwähnten Zeitspanne äusserst stark geschwankt, indem die minimale

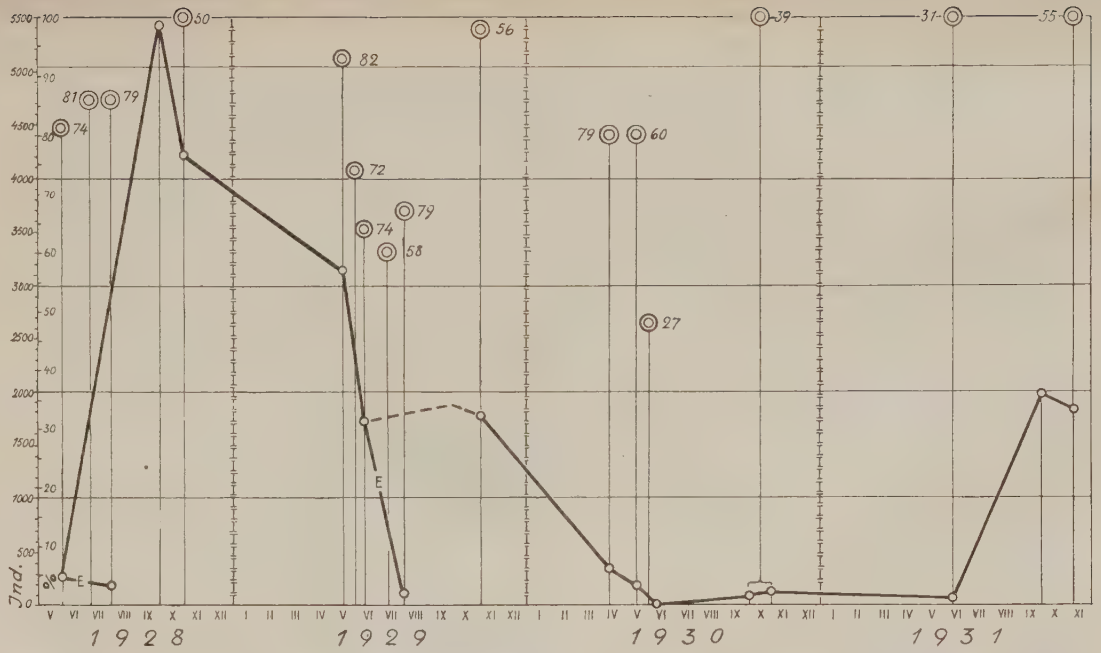


Abb. 1. Individuenzahl pro qm von *Corophium volutator* an der Station in der Krogar-Wiek in Tvärminne während der J. 1928—1931 (nach Tab. 1). — E = Elternbestand. Die doppelten Kreise zeigen den jeweiligen prozentualen Anteil der *nicht* braunfleckigen Tiere am Bestand (nebenstehende Zahlen: Anzahl der untersuchten Exemplare).

Individuenzahl pro qm 4, die maximale 5429 ist. Im einzelnen ergibt sich beim Studium der Abundanzverhältnisse folgendes.

Die sehr kräftige Bruterzeugung im Sommer 1928 bewirkt eine etwa 20-fache Vermehrung des im Vorsommer vorhandenen Bestandes zum Herbst, wo um die Monatswende September-Oktober das obenerwähnte Maximum für die ganze Untersuchungsperiode, gegen 5500 Ind./qm, erreicht wird. Im Verlauf des Winters und Frühlings geht dann der Bestand wieder zurück und weist Anfang Juni 1929 nur noch etwa 1/3 des Herbstmaximums auf. Besonders steil fällt, wie wir sehen, die Kurve von der Mitte Mai ab. Im Vergleich zu dem vorhergehenden Jahr ist jedoch der *Corophium*-Bestand Anfang Juni noch sehr bedeutend (Verhältnis etwa 7 : 1) und es wären daher für den Herbst noch viel höhere Werte als im J. 1928 zu erwarten. Wie wir sehen, ist dies aber nicht der Fall, indem sich zum Herbst 1929 praktisch genommen kein Ansteigen der Kurve beobachten lässt. Statt die Besiedelungsdichte des vorhergehenden Herbstes zu übertreffen ist daher diejenige im Herbst des J. 1929 weit schwächer. Dieses auffallende Ausbleiben der Zunahme des Bestandes im Sommer 1929 wird vornehmlich durch die im Vergleich mit dem vorhergehenden Jahr sehr starke Reduktion der Elterngeneration im Juni—Juli (vgl. diese Kurve) verursacht. Vom Herbst 1929 zum Vorsommer 1930 fällt die Kurve dann, wie im vorhergehenden Jahr, ab, aber noch viel steiler, so dass Anfang Juni 1930 nur ein unbedeutender Bruchteil eines Prozentes des im November 1929 vorhandenen Bestandes zurückgeblieben ist. Auch in diesem Falle findet, wie wir sehen, eine besonders auffallende Abnahme in der Zeit Mitte—Anfang Juni statt (vgl. die Tabelle, die diese Verhältnisse deutlicher als die Kurve hervortreten lässt). Aus dem Vorsommer 1930 stammt die früher erwähnte Abundanzminimum für die ganze untersuchte Zeitspanne, 4 Ind./qm. Im weiteren Verlauf des betr. Sommers findet eine kräftige (wenigstens 20-fache) Vermehrung des Bestandes statt[1]), und dank der relativ geringen Reduktion der Individuenzahl im folgenden Winter sowie der sehr kräftigen Vermehrung im Sommer

[1]) Die vom Novemberwert angegebene noch stärkere (etwa 30-fache) Zunahme ist, wie aus der Tabelle ersichtlich wird, wegen der starken Variation der Proben weniger zuverlässig.

1931 (das Herbstwert übertrifft das aus dem Vorsommer um mehr als das 30-fache) weist unsere Amphipodenart im Herbst des letztgenannten Jahres wieder relativ hohe Abundanzwerte, gegen 2000 Ind./qm, auf.

Betr. den oben geschilderten Verlauf der Abundanzkurve von *Corophium volutator* in der Krogar-Wiek fällt vor allem der starke Rückgang des Bestandes in der Zeit Mitte Mai 1929—Anfang Juni 1930 in die Augen.

Zur Erklärung dieser Erscheinung lassen sich die für die betr. Jahre vorliegenden hydrographischen Daten aus der Krogar-Wiek (Segerstråle 1933 a) nicht verwenden. Auch der Einfluss von Nahrungskonkurrenz oder Feinden ist wenig wahrscheinlich; ebenso liegen für eine Auswanderung keine Indizien vor. Der Sachverhalt blieb daher ungeklärt, bis gewisse an den Tieren selbst gemachte Feststellungen eine, wie ich glaube, natürliche Lösung des Problemes erbrachten. Bei der näheren Untersuchung des Materiales aus den obenerwähnten ungünstigen Perioden beobachtete ich nämlich an zahlreichen Exemplaren gewisse Veränderungen, die auf eine Krankheit hindeuten. Es handelt sich um grössere Flecken von meist brauner (zuweilen schwärzlicher) Farbe, die an verschiedenen Teilen des Körpers, besonders an den Pleopoden und den Kiemen, auftreten (Abb. 2). Die Flecken selbst sind oft völlig undurchsichtig. Nicht selten fehlt an einem Glied, über das quer ein brauner Fleck verläuft, der distale Teil oder das ganze Bein ist abgebrochen, was darauf hindeutet, dass die von der

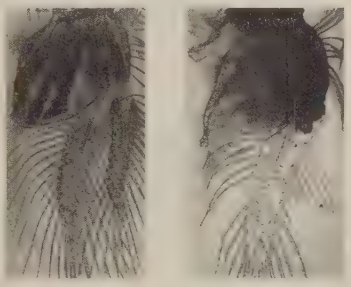


Abb. 2. Pleopoden von *Corophium volutator* aus der Krogar-Wiek. Linkes normal, rechtes mit einem grossen undurchsichtigen Fleck in der äusseren (rechten) Hälfte des Protopoditen. Der Aussenast an diesem Bein bis auf kleine undurchsichtige Reste abgefallen. — Photo E. Suomalainen.

Braunfärbung betroffenen Gewebe degenerative Veränderungen erlitten haben.

Um das Vorhandensein einer Korrelation zwischen Bestandesreduktion und Auftreten der fleckigen Tiere sicher feststellen zu können, unternahm ich eine Berechnung ihres prozentualen Anteiles am Bestand zu verschiedenen Zeiten während der untersuchten Periode. Die Ergebnisse erhellen aus Abb. 1. Sie sprechen recht deutlich zugunsten der Annahme, dass die Bestandesreduktion einer Krankheit zuzuschreiben ist, da die früher erwähnten Perioden des starken Rückganges im Frühling-Vorsommer 1929 und 1930 mit denjenigen des weitaus reichlichsten Auftretens der fleckigen Tiere zusammenfallen. (Betr. der Abnahme der Individuenzahl vom Herbst 1929 zum Frühling 1930 lassen sich beim Fehlen von Material diese Verhältnisse nicht beurteilen.)

Eine starke Stütze für die Auffassung, dass die braunen Flecken Symptome einer für unseren Krebs gefährlichen Krankheit darstellen, geben gewisse Daten in der Literatur. Helen Pixell Goodrich beschreibt nämlich in einem im J. 1929 erschienenen Aufsatze eine Krankheit bei *Gammarus*, bei der ähnliche Flecken auftreten.

Die Krankheit wurde an *Gammarus pulex* aus einem Gewässer in Oxford beobachtet und tritt wahrscheinlich auch an einigen der erwähnten Verfasserin vorliegenden Exemplaren der Brackwasserart *Gammarus duebeni* aus der Gegend von Liverpool auf. Der Erreger derselben ist der Hefepilz *Cryptococcus gammari* Vejdovsky. Die Parasiten geraten durch beschädigte Stellen des Chitinpanzers in das Blut und vermehren sich hier stark. Der Wirt unternimmt einen Gegenangriff, und zwar in der Weise, dass Phagozyten in grosser Zahl Gruppen von Pilzen umgeben und in eine gelbliche, chitinähnliche Substanz einhüllen. Die Phagozytenhaufen mit den eingeschlossenen Pilzen scheinen daher als gelbliche Flecken durch die Körperwand hindurch. Die Farbe wird nachher durch degenerative Prozesse in den Phagozyten selbst dunkelbraun. Die Flecken, die etwa von derselben Grösse wie bei *Corophium* sind, treten an verschiedenen Stellen des Körpers und zwar, wie bei dem von mir untersuchten Amphipoden, häufig an den Pleopoden und den Kiemen auf; auch

darin liegen die Verhältnisse ähnlich, dass die Flecken den Verlust einer Extremität oder eines Teiles derselben bewirken können. Die Tätigkeit der Phagozyten kann aber nicht immer das Tier retten; der Tod wird dadurch verursacht, dass die Aorta nebst ihren Zweigen durch die stark vermehrten Parasiten und die nekrotischen Phagozyten verstopft wird. Hinsichtlich des Auftretens der Krankheit konnten von Pixell Goodrich bedeutende jahreszeitliche Schwankungen festgestellt werden; es ergibt sich also auch in dieser Hinsicht Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen an *Corophium*.

Leider war ich nicht in der Lage, eine genauere anatomische Untersuchung meiner braunfleckigen Tiere auszuführen — dieselben sind auch wegen der Konservierungsmethode dafür weniger geeignet — und ich konnte daher auch nicht das Vorhandensein von *Cryptococcus* oder anderen Parasiten in denselben feststellen. Auf jeden Fall aber lässt sich das auffallend reichliche Auftreten der braunen Flecken an *Corophium* während der Perioden seines stärksten Rückganges sowie die gute Übereinstimmung mit den von Pixell Goodrich gemachten Befunden kaum anders deuten, als dass der Rückgang des Bestandes in den J. 1929 und 1930 einer Krankheit, und zwar einer parasitären, zuzuschreiben ist.

Wie das bezüglich *Pontoporeia affinis* der Fall ist (vgl. Segerstråle 1937), sind die für *Corophium volutator* nachgewiesenen starken Jahresfluktuationen auch in fischereibiologischer Hinsicht von Interesse, indem auch dieser Amphipode eine Rolle als Fischnahrung spielt. So stellt er nach Levander (1909) (ähnliche Befunde wurden nach mündlicher Mitteilung auch vom Fischereibiologen Curt Segerstråle gemacht) in unseren Schärengewässern neben *Gammarus locusta* und *Asellus aquaticus* sowie den Trichopteren- und Chironomidenlarven die hauptsächliche Nahrung für den mittelgrossen Barsch (*Perca fluviatilis*) dar. Andere Fischarten, in deren Verdauungstraktus *Corophium volutator* angetroffen wurde, sind der Kaulbarsch (*Acerina cernua*), der Flunder (*Pleuronectes flesus*) und der Aland (*Leuciscus idus*) (Levander l. c., Schneider 1901).

LITERATUR.

Alm, G., 1922: Bottenfaunan och fiskens biologi i Yxtasjön etc. — Medd. Kungl. Lantbruksstyr. 236. Stockholm.

Blegvad, H., 1925: Fortsatte Undersøgelser over Maengden av Fiskeføde paa Havbunden. — Beretn. Landbrugsmin. danske biol. Stat. 31.

Boysen Jensen, P., 1919: Limfjordens Bonitering. I. Studier over Fiskefoden i Limfjorden 1909—1917, dens Maengde, Variation og Aarsproduktion. — Ibid. 26.

Broch, Hj., 1914: Kvantitative svingninger i grundvandsfaunaen. — Naturen.

Hagmeier, A., 1930: Eine Fluktuation von Mactra (Spisula) subtruncata da Costa an der ostfriesischen Küste. — Ber. wiss. Komm. Meeresforsch., N. F., 5.

Hart, T. J., 1930: Preliminary Notes on the Bionomics of the Amphipod, Corophium volutator Pallas. — J. Mar. Biol. Ass., N. S., 16.

Hellén, W., 1919: Zur Kenntnis der Amphipoden-Fauna Finnlands. — Medd. Soc. Faun. Flor. Fenn. 45.

Levander, K. M., 1909: Beobachtungen über die Nahrung und die Parasiten der Fische des Finnischen Meerbusens. — Finnländ. hydrogr.-biol. Unters. 5.

Lundbeck, J., 1926: Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. — Archiv Hydrobiol., Suppl. 7.

Pixell Goodrich, H., 1929: Reactions of Gammarus to Injury and Disease, with notes on some Microsporidial and Fungoid Diseases. — Quart. J. Microsc. Sci. 72.

Schneider, G., 1901: Ichthyologische Beiträge II. Fortsetzung der Notizen über die an der Südküste Finnlands vorkommenden Fische. — Acta Soc. Faun. Flor. Fenn. 22.

Segerstråle, S., 1933 a: Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern I. Untersuchungsgebiete, Methodik und Material. — Soc. Scient. Fenn., Comm. Biol. 4.

—» — 1933 b: Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern II. Übersicht über die Bodentierwelt, mit besonderer Berücksichtigung der Produktionsverhältnisse. Ibid. 4.

—»— 1937: Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern III. Zur Morphologie und Biologie des Amphipoden Pontoporeia affinis, nebst einer Revision der Pontoporeia-Systematik. — Ibid. 7.

Stephen, A. C., 1928: Notes on the Biology of Tellina tenuis da Costa. — J. Mar. Biol. Ass., N. S., 15.

—» 1931: Notes on the Biology of certain Lamellibranchs on the Scottish Coasts. — Ibid. 17.

—»— 1932: Notes on the Biology of some Lamellibranchs in the Clyde Area. — Ibid. 18.

Stephensen, K., 1928: Storkrebs. II. Ringkrebs. 1. Tanglopper (Amfipoder). — Danmarks Fauna 32.

Thamdrup, H. M., 1935: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. — Medd. Komm. Danmarks Fiskeri- og Havund., Ser. Fiskeri 10.

Mitteilungen über die Nematoceren Finnlands.

Von

Ragnar Storå.

Seit dem Erscheinen von Lundströms Arbeiten (1910, 1916) über die Chironomiden und Ceratopogoniden Finnlands ist nur wenig über unsere Zuckmücken veröffentlicht worden. Munsterhjelm hat (1920) über die Eiablage und Eigruppen der Chironomiden geschrieben. Kleinere Aufsätze liegen von Frey (1918), Edwards (1924), Forsius (1924) und R. Krogerus (1936) vor. Angaben über Chironomiden enthält auch die Arbeit Krogerus' (1932) über die Arthropodenfauna der finnischen Triebsandgebiete. Mitteilungen über einzelne Arten sind noch in den Notulae Entomologicae von Forsius (1924), Klingstedt (1929), Hellén (1929) und Storå (1934, 1935, 1936) eingegangen.

Die Chironomiden sind eine sehr artenreiche Familie, die in Finnland sicherlich erheblich viel zahlreicher repräsentiert ist als unsere gegenwärtigen Kenntnisse es an die Hand geben. Im nachfolgenden Aufsatz teile ich ein Verzeichnis über die während der letzten Jahre neu hinzugekommenen Arten aus den Familien *Ceratopogonidae* und *Chironomidae* (Unterfam. *Tanypodinae* und *Chironominae [Chironomariae]*) mit, ferner einige neue Fundorte früher angetroffener Arten. Ein grosser Teil dieses Materials ist von Herrn Dr R. Krogerus auf Moosböden eingesammelt worden. Die mit einem * bezeichneten Arten gelten als erste Funde für Finnland.

Fam. *Ceratopogonidae*

* *Atrichopogon meloësugans* Kieff. Diese interessante aus Algerien beschriebene Art wurde bei uns zum erstenmal von R. Krogerus in Kuusamo beobachtet. Die Mücken, sämtlich Weibchen, sogen Blut aus weiblichen Exemplaren des dort häufig auftretenden Käfers

Meloë violaceus Marsh. Nach den Beobachtungen KROGERUS' (1936 S. 27) versuchen die Käfer ihren Plagegeistern durch schnelles Davonlaufen vergebens zu entfliehen. Oft werden sie von den Mücken völlig leergesogen und gehen so wahrscheinlich einem sicheren Tod entgegen. Im vergangenen Sommer wurde die Art von Mag. Phil. L. TIENSUU in Karelien gesammelt. *Meloë violaceus* kam auch hier zahlreich vor, doch nur in einem Falle konnte ein Angriff durch die Mücke konstatiert werden.

Ks. Rukatunturi und Paanajärvi, zahlreiche Ex., 23. VI.—2. VII. 1935 (R. Krogerus) — Kl. Kurkijoki, ca 100 Ex., 4. VI. 1936 (Tiensuu).

* *Culicoides circumscriptus* Edw. Ab. Lojo, Torhola, 18. VI. 1934 (Storå) — Om. Pedersöre, sehr häufig an sumpfigen Meeresufern, 8. VI. 1932, 16. VI. 1933 (Storå).

* *Sphaeromias pictus* Meig. N. Tvärminne, auf trocknen Lokalen in der Nähe der Dünen (R. Krogerus, Håk. Lindberg, Nordman, Frey), 9. VIII. 1935, 2. VII.—7. VII. 1936 (Storå).

Serromyia femorata Meig. Ks. Kuolajärvi, 27. VII. 1934 (R. Krogerus); Paanajärvi, Tervajoki, 2. VII. 1935, 2 Ex., 27. VI. 1935, 1 Ex. (R. Krogerus).

Palpomyia armipes Meig. Ab. Sammatti, 10. VII. 1934 (R. Krogerus). — Ks. Kuusamo, 19. VII.—23. VII. 1934, 7 Ex., Isosuo, 6. VII. 1936, 1 Ex.; Paanajärvi, auf Weissmoor, 6. VII.—17. VII., 9 Ex. (R. Krogerus). — Lkem. Salla, Kirchdorf, 4. VII. 1936, 4 Ex., Vuorijärvi, Sorsalampi, 28. VI. 1936, 4 Ex. (R. Krogerus).

P. lineata Meig. Ab. Lojo, 27. VI. 1933 (R. Krogerus). — N. Tvärminne, 18. VI. 1933 (R. Krogerus). — Ik. Metsäpirtti, 30. VI. 1934 (R. Krogerus).

P. flavipes Meig. Ab. Lojo, Kaikuma, 20. VII. 1936, 1 Ex. (R. Krogerus). — Ks. Kuolajärvi 27. VII. 1934 (R. Krogerus).

Bezzia solstitialis Winn. N. Tvärminne, Spikarna, 24. VIII. 1935 (Storå); Snappertuna, 10. VIII. 1935 (Storå). — Ks. Kuusamo, Isosuo, auf Reisermoor, 4 Ex., 6. VII. 1936 (R. Krogerus) — Lkem. Kemijärvi, 1 Ex., 18. VI. 1936 (R. Krogerus).

Dicrobezzia venusta Meig. N. Tvärminne, 5. VII. 1935 (Storå). — Ks. Kuusamo, Isosuo, 2 Ex., 6. VII. 1936 (R. Krogerus). — Lkem. Kemijärvi, 6 Ex., 18. VI. 1936 (R. Krogerus).

Fam. *Chironomidae*

Subfam. *Tanypodinae*

* *Procladius Lundströmi* Goetgh. (syn. *barbitarsis* (Lundstr.) Kieff. nec Zett.). Zwei Ex. in der finnischen Sammlung sind von LUNDSTRÖM (1910, S. 29) als *Tanypus barbitarsis* bestimmt worden. GOETGHEBUER

weisst (1936) indessen darauf hin, dass LUNDSTRÖM die Art *barbitarsis* Zett. unrichtig aufgefasst hat. Diese Art ist nähmlich eine echte *Ablabesmyia* und die von LUNDSTRÖM bestimmten Ex. gehören zur Gattung *Procladius.*

Ka. Wiburg (Pipping). — Lapponia (Palmén).

Anatopynia plumipes Fries. Eine früh im Frühling auftretende Art. Schon Ende April habe ich sie in grossen Mengen, sowohl ♂ als ♀, auf Reisermooren gesammelt.

Ab. Karuna, Sandö, 27. IV. 1934 (Storå).

* *Macropelopia Goetghebueri* Kieff. N. Tvärminne, 1 ♂, 11. VII. 1933 (R. Krogerus); auf dem Moore hinter dem Dorf, 4 ♂, 14. VI. 1935 (Storå).

Macropelopia nebulosa Meig. N. Tvärminne, mehrere Ex., 14. VI. 4. VIII. 1935 (Storå).

* *Ablabesmyia barbitarsis* Zett. Ks. Kuusamo, Kirchdorf, 3 ♂, an einem Bachufer, 22. VI. 1935 (R. Krogerus). Diese Funde sind also die ersten aus Finnland. (Siehe oben *Procladius Lundströmi.*)

* *Ablabesmyia longipalpis* Goetgh. Unsere kleinste Tanypodine, etwa 2 mm. lang.

Ta. Sysmä (Hellén).

Fig. 1. Chironomus cingulatus Meig. Hälfte des Hypopygiums.

Subfam. *Chironominae*

* *Chironomus cingulatus* Meig. Eine dunkle Varietät dieser sehr veränderlichen Art aus Kuusamo. Am nächsten steht sie der var. *longistylus* Goetgh.

Thorax grauschwarz, Binden, Pleuren, Postnotum, Sternum und Schildchen schwarz, Abdomen schwärzlich, die ersten Segmente schwach braungrün und die Hinterränder der Segmente etwas graulich. Schwinger hell mit grüngelbem Knopf. Beine gelbbraun, gegen die Gelenke dunkler, Tarsen braun. Vordertarsen sehr kurz gebärtet (die Haare so lang wie der Durchmesser der Tarsenglieder). L. R. = 1,8. r-Adern der Flügel gelb, r—m schwach gebräunt. Hypopygium, Fig. 1.

Ks. Kuusamo, Paanajärvi, Mäntyniemi, 1 ♂, 9. VII. 1936 (R. Krogerus).

Chironomus Staegeri Lundb. Bei dieser Art kommt Gynandromorphismus in derselben Weise vor, wie PHILLIPP (1936, S. 48)

es bei z. B. *Chironomus plumosus* L. beschreibt. Ein Ex. aus Kuusamo weist typische ♂ Genitalanhänge auf, die Antennen sind aber 6gliedrig und auch sonst von normalem ♀ Bau. Das Hypopyg des gynandromorphen Ex. Fig. 2.

Ks. Kuusamo, 1 ♂ (normal) 3. VIII. 1934; 1 ♂, 22. VI. 1935 (R. Krogerus).

C. dissidens Walk. Unsere Ex. stimmen mit EDWARDS' Beschreibung (1929, S. 385) gut überein. Nur die Schwinger haben eine abweichende Farbe. Diese sind nämlich gelblich mit einem dunklen, runden Fleck an der Spitze.

Ks. Kuusamo, Isosuo, 2 ♂, 23. VII. 1935; im Kirchdorf, 1 ♂, an einem Bachufer, 22. VI. 1935 (R. Krogerus). — Lkem. Salla, Vuorijärvi, Purnulampi, 1 ♂, 22. VI. 1936 (R. Krogerus).

Fig. 2. Chironomus Staegeri Lundb. Hälfte des Hypopygiums des gynandromorphen Ex.

Auch bei dieser Art tritt Gynandromorphismus auf. Ein Ex. von demselben Fundort wie das gynandromorphe Ex. von *Chironomus Staegeri*, hat ♀ Fühler und ♂ Genitalanhänge. Thorax ist, wie beim ♂ dieser Art, fast ganz schwarz und nicht gelb wie beim ♀. Dieses Ex. bestärkt also die Annahme PHILLIPPS (1936, S. 48–49), dass die Parasiten (*Paramermis*-Arten) bei der Larve Zerstörungen solcher Organe, welche die sekundären Geschlechtsmerkmale des ♂ bestimmen, hervorrufen können. Auch GOETGHEBUER hat Gynandromorphismus bei Exemplaren dieser Art aus Garmisch-Partenkirchen beobachtet (l'exemplaire pris par M. THIENEMANN est atteint de Gynandromorphisme, 1934, S. 94).

C. luctuosus n. sp. Steht *Chironomus dissidens* Walk. am nächsten, unterscheidet sich aber u. a. durch die deutlich gebärteten Vordertarsen.

♂. Gesicht, Pro- und Mesonotum, Pleuren, Postnotum, Sternum und Abdomen ganz schwarz. Fühlerbusch bräunlich. A : R = 5,3—5,5. Schwinger mit schwarzem Schaft, Knopf weisslich mit deutlich grüner Aussenseite. Abdomen lang behaart, Zwischengrenzen der Segmente schmal grauglänzend. Beine: f_1 schwarz, am Grunde bräunlich; t_1

Fig. 3. Chironomus luctuosus n. sp. Hälfte des Hypopygiums.

Fig. 4. Ch. mendax n. sp. Hälfte des Hypopygiums.

und Vordertarsen schwarz, nur Metatarsus an der Basis bräunlich. Die Haare der Vordertarsen sind 2—2 ½ mal so lang wie die Tarsen breit. L : R = 1,3—1,4. f_2 und f_3 braunschwarz, ebenso t_2 und t_3. Die zwei ersten Tarsenglieder der p_2 und p_3 sind braun, die übrigen schwarz. Flügel: nur die r-Adern und r—m schwach gebräunt. Hypopygium, Fig. 3, wie bei *C. dissidens* mit kurzem und breitem oberem Anhang, der sich in einen schmalen Dorn verschmälert.

Körperlänge: 6,5 mm. Flügellänge: 4,5 mm.

Typen Nr. 4984, 4985, 4986 im Zoologischen Museum, Helsingfors.

Ks. Kuusamo, Kirchdorf, 4 ♂ an einem Bachufer, 22. VI. 1935; Isosuo, 1 ♂ auf Reisermoor, 24. VI. 1935 (R. Krogerus).

* *C. mendax* n. sp. Auch diese Art hat ein Hypopygium vom Typus *C. dissidens*, gleicht aber am meisten *Chironomus dilatatus* Goetgh.

♂. Mesonotum gelb, Binden schwarz, wohlgetrennt, Schildchen gelbbraun. Postnotum schwarz, Abdomen schwarzbraun, das 1. Segment braunoliv. Fühler braun, A : R = 3. Schwinger gelblich. Flügeladern hell. r—m nicht verdunkelt. Beine gelb mit dunklen Gelenken und schwarzen Tibialkämmen. (Vordertarsen bei sämtlichen Exemplaren abgebrochen.) f_1 distal und t_1 an der Basis braun. Hypopygium Fig. 4.

Körperlänge: 4,5—5 mm. Flügellänge: 3,5—4 mm.

Typen Nr. 4987, 4988 im Zoologischen Museum, Helsingfors.

Ks. Kuusamo, Isosuo, 3 ♂ auf Reisermoor, 23. VII. 1935 (R. Krogerus).

C. (*Phytochironomus*) *paganus* Meig. Bei unseren Exemplaren sind die Binden gelbbraun oder fast grün wie das ganze Mesonotum.

N. Tvärminne, Syndalen, 8. VI. 1935, 4 ♂, am Meeresufer (Storå). — Lkem. Salla, Purnulampi, 22. VI. 1936 (R. Krogerus, Frey).

* *C.* (*Limnochironomus*) *pulsus* Walk. Thorax grün, Binden und Postnotum schwarz.

N. Tvärminne, bei der Zool. Stat., 23. VIII. 1935, 3 ♂ (Storå). — Ks. Kuusamo, Isosuo, 23. VII. 1935, 9 Ex., 6. VII. 1936, 6 ♂, 2 ♀ (R. Krogerus); Paanajärvi, Mäntyniemi 9. VII. 1936, 1 ♂ (Krogerus).

C. (*Limnochironomus*) *nervosus* Staeg. (= *brevitibialis* Zett.). Thorax grün, Binden und Postnotum gelblich rot.

Al. Föglö, 17.VII.—27. VII. 1933, 6 ♂ (Forsius). — N. Tvärminne, 21. VIII. 1935, 1 ♂ (Storå). — Oa. Replot, Slåttskär, 17. VII. 1933, 3 ♂, 1 ♀ (Storå). — Om. Teerijärvi, 5. VII. 1933, 1 ♂ (Storå); Nykarleby, Äggskärsgrundet, 7. VIII. 1933, 2 ♂ (Storå). — Lkem. Salla Vuorijärvi, 27. VI. 1936, 1 ♂ (R. Krogerus).

* *C.* (*Limnochironomus*) *lobiger* Kieff. Thorax grün, Binden und Postnotum gelblich rot.

Om. Pedersöre, am Meeresufer, 14. VIII. 1928 (Storå); Nykarleby, Äggskärsgrundet, 7. VIII. 1933 (Storå).

C. (*Cryptochironomus*) *supplicans* Meig. Thorax grün, Binden rotbraun. Endglied des Hypopygs distal abgerundet.

Al. 1 ♂ (Siewers); das Exemplar im Zoologischen Museum, Helsingfors, unter dem Namen *Chironomus viridis* Meig. (det. LUNDSTRÖM); Föglö (Forsius). — St. Björneborg (Lönnmark). — Om. Pedersöre, am Meeresufer, 14. VIII. 1928, 2 ♂ (Storå). — Ks. Kuusamo, 3. VIII. 1934, 1 ♂ (R. Krogerus). — Lps. Laukkujärvi, 18. VII. 1929, 1 ♂ (Storå).

Fig. 5. Cryptochironomus Redekei Krusem. Hälfte des Hypopygiums.

Fig. 6. Glyptotendipes paripes Edw. Hälfte des Hypopygiums.

Fig. 7. Paratendipes nudisquama Edw. Hälfte des Hypopygiums.

Fig. 8. Microtendipes hibernicus Edw. Hälfte des Hypopygiums.

* *C.* (*Cryptochironomus*) *defectus* Kieff. Gleicht *supplicans*, jedoch Thorax ganz grün und das Endglied des Hypopygs an der Spitze verschmälert.

Om. Pedersöre, 14. VI. 1933, 2 Ex. (Storå).

* *C.* (*Cryptochironomus*) *Redekei* Krusem. Ganz schwarz. Zangen des Hypopygs, Fig. 5, von eigenartigem Bau.

N. Tvärminne, Långskär, 14. VI.—14. VII. 1935 (Storå). — Ab. Sammatti, Härjässuo, 24. VII. 1936, 1 ♂, 1 ♀ (R. Krogerus). — Om. Pedersöre, Kråkholmen, 26. VI. 1932, 1 ♂ (Storå); Larsmo, Sydgadden, 22. VII. 1932, 1 ♂ (Storå).

* *C.* (*Cryptochironomus*) *longiforceps* Kieff. Die Extremiteten weiss und schwarz geringelt.

N. Tvärminne, bei der Zool. Stat., zahlreiche Exemplare im Anfang Juni 1928 (Storå).

C. (*Harnischia*) *vulneratus* Zett. (= *nigrimanus* Staeg.). Endglied des Hypopygs lang und schmal.

Lps. Pitkäjärvi, 14. VII. 1929, 1 ♂ (Storå).

C. (*Harnischia*) *viridulus* (L.) Goetgh. Lkem. Salla (R. Frey). — Ks. Kuusamo, Isosuo, 6. VII. 1936, 9 ♂ (R. Krogerus).

Glyptotendipes imbecillis Walk. Unter dem Namen *Chironomus viridis* Meig. (det. LUNDSRÖM) gibt es mehrere Exemplare in der Sammlung der Universitet Helsingfors. Nur eines von diesen, etikettiert Salmis, Woldstedt, gehört zur Gattung *Glyptotendipes* und ist tatsächlich *imbecillis* Walk. Da alle übrigen Ex. entweder zur Gattung *Endochironomus* oder *Cryptochironomus* gehören, ist *Gl. viridis* Meig. folglich aus dem Verzeichnis unserer Arten vorläufig zu streichen.

Kl. Salmis (Woldstedt).

var. *severini* Goetgh. Gleicht sehr *imbecillis* Walk. und dürfte m. E. als eine Varietät dieser Art zu betrachten sein. Die Hypopygien sind identisch. Als Trennungsmerkmal wird die Farbe der Binden angeführt. Diese sind bei *imbecillis* rotbraun und bei *severini* gelb.

Ab. Karislojo, Pellonkylä, 18. VI. 1911, 1 ♂ (Forsius).

* *Gl. glaucus* (Meig.) Edw. Alle finnländischen Exemplare, die ich gesehen habe, sind mit deutlichen Stirnzapfen versehen, gleichen im übrigen aber vollkommen *Gl. glaucus* Meig., wie sie EDWARDS (1929 S. 392) beschreibt.

Thorax ganz grau bestäubt. Vordertarsen sehr lang gebärtet. Die Furchen auf den abdominalen Tergiten sehr deutlich hervortretend. Beine dunkel mit Ausnahme von f_1 (gelb mit dunkler Spitze).

Ab. Sammatti, Härjässuo, 25. VIII. 1936, 3 ♂, 1 ♀ (R. Krogerus).

* *Gl. paripes* Edw. Das ganze Tier dunkler als *glaucus* und die länglichen Furchen auf dem Abdomen lassen sich nur schwer wahrnehmen. Thorax graubestäubt, die Binden sind aber rein schwarz. Schildchen und Abdomen schwarz. Beine schwarz, t_2 und t_3 bräunlich, ebenso die Metatarsen der p_2 und p_3. Vordertarsen lang gebärtet (die Haare 4mal so lang wie die Tarsen breit). Das 2. Glied ein wenig länger als das 3. (wie 40 : 37). Hypopygium Fig. 6.

Ks. Kuusamo, Isosuo, auf Reisermoor, 24. VI. 1935, 2 ♂ (R. Krogerus); Kirchdorf, an einer sumpfigen Stelle, 24. VI. 1935, 1 ♀? (R. Krogerus).

Gl. rufipes L. Ks. Kuusamo, 3. VIII. 1934, 1 ♀ (R. Krogerus).

Endochironomus dispar Meig. Ks. Kuusamo, 17. VII. 1934, 1 ♂, 3 ♀ (R. Krogerus); Isosuo, 23. VII. 1935, 10 Ex. (R. Krogerus).

E. tendens Fabr. Ab. Lojo, Torhola, im Juli 1934, 1 ♂, 1 ♀ (Frey); Kaikuma, 20.VII. 1936 (R. Krogerus). — N. Ekenäs, Ramsholmen, 11. VII. 1935, 1 ♂ (Storå); Snappertuna, Totalfladan, 3. VIII. 1935 (Storå).

* *E. intextus* Walk. Om. Pedersöre, 27. VI. 1932, 1 ♂, 1 ♀ (Storå).

* *E. impar* (Walk.) Edw. Unsere Exemplare gleichen den holländischen darin dass die Vordertarsen kurzbehaart sind (KRUSEMAN 1933). Die Haare etwa 2mal so lang wie die Tarsen breit.

Ks. Kuusamo, Kirchdorf, 22. VI. 1935, 1 ♂, Isosuo, 24. VI. 1935, 1 ♂ (R. Krogerus).

Stenochironomus gibbus Fabr. Ab. Lojo, Kaikuma, 27. VI. 1933, 1 ♀, 25. VIII. 1934, 2 Ex., 20. VII. 1936, 1 ♀ (R. Krogerus); Torhola, in einem Haselhain, 28. VI. 1934 (Storå).

* *Paratendipes nudisquama* Edw. Squamae deutlich behaart! Im übrigen vollkommen identisch mit der Beschreibung EDWARDS' (1929, S. 396). Hypopygium Fig. 7.

Ks. Kuusamo, Isosuo, 23. VII. 1935, 2 ♂, 6. VII. 1936, 3 ♂ (R. Krogerus).

Microtendipes productus (Zett.) Lundstr. Gleicht *chloris* Meig., die Beine aber etwas zu hell. Die Hypopygien sind identisch. Die Namen sind eventuell synonym.

Ab. Karuna, Sandö, 16. V. 1933, 6 Ex. (Storå); Karis-Lojo, 15. VI. 1935 (R. Krogerus).

M. pedellus De G. Ab. Karuna, Sandö, 18. V. 1934, 1 ♂ (Storå); Lojo, Kaikuma, 20. VII. 1936, 1 ♂, 2 ♀ (R. Krogerus), Torhola, 25. VI.—7. VII. 1934 (Frey, Storå), Karislojo, 16. VI. 1935, 2 ♀ (R. Krogerus). — Oa. Replot, Slåttskär, 17. VII. 1933, 1 ♂ (Storå). — Om. Pedersöre, 12. VI. 1934, 1 ♀ (Storå). — Ks. Kuusamo, Kirchdorf, 22. VI. 1935, 3 Ex. (R. Krogerus).

* *M. chloris* Mg. var. *lugubris* Kieff. Einige Exemplare habe ich mit einigem Zweifel zu dieser Art geführt. Bei allen Ex. sind nämlich die Vordertarsen abgebrochen. Thorax, Schildchen und Postnotum ganz schwarz, Abdomen schwärzlich. Segm. 1.—5. schwach ins Dunkeloliv spielend. Schwinger mit bräunlichem Knopf. Sämtliche f und t schwarz. Hypopygium wie bei *M. pedellus*.

Ks. Kuusamo, Kirchdorf, 24. VI. 1935, 5 ♂, 1 ♀ (R. Krogerus).

* *M. hibernicus* Edw. Diese Art weist Gattungsmerkmale von sowohl *Microtendipes* als *Stenochironomus* auf. Pronotum ist reduziert und das Mesonotum viel stärker hervorgewölbt als bei den *Microtendipes*-Arten. Dagegen haben die Hintertibien nur 1 Sporn; der breite Kamm ist unbewaffnet. Die Mitteltibien tragen je zwei kleine Sporne. Die letztgenannten Merkmale deuten also auf *Microtendipes* hin. Hypopygium, Fig. 8, mit sehr langen unteren Anhängen, wie bei den *Stenochironomus*-Arten.

N. Ekenäs, Ramsholmen, 11. VII. 1935, 1 ♂ (Storå).

Stictochironomus histrio Fabr. Al. Föglö, 16. VI.—26. VI. 1934, 1 ♂, 3 ♀ (Forsius). — Ab. Lojo, 25. VIII. 1934, 4 Ex. (R. Krogerus).

* *Polypedilum scalaenum* Schrank. var. *4-guttatus* Kieff. Die Varietät unterscheidet sich von der Hauptform durch dunklere Beine und einen überzähligen Fleck auf den Flügeln.

Ab. Lojo, im Juli 1934 (Frey).

P. nubeculosus Meig. Gehört zu den häufigsten unserer Brachwasserchironomiden, kommt aber auch wahrscheinlich in Süsswasser vor.

N. Tvärminne, 3.VI.—8. VIII. 1935 (Storå). — Lkem, Salla, Vuorijärvi, Pyhäkuru, 1. VII. 1936, 2 ♀ (R. Krogerus).

P. prolixitarsis Lundstr. Ks. Kuusamo, Kirchdorf, 24. VI. 1935, 1 ♂ (R. Krogerus).

* *P. convictum* Walk. Helle, gelblichgrüne Art, nur der Fühlerbusch dunkel.

N. Pojo, Baggby, im Juli 1935, 6 Ex. (Storå).

* *P. pedestre* Meig. Tb. Jyväskylä (Hellén). — Lkem. Salla, Vuorijärvi, Pykäkuru, 1. VII. 1936, 1 ♂ (R. Krogerus).

LITERATUR.

EDWARDS, F. W., 1924. Forcipomyia eques Joh. in Europa (Diptera, Chironomidae). Not. Entom. Vol. IV, S. 97.

—» 1929. British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). Trans. of the Entom. Soc. of London, 1929, S. 279—430.

FORSIUS, R., 1924. On Ceretopogoninae as ectoparasites of Neuroptera. Not. Entom. Vol. IV, S. 98—99.

FREV, R., 1918. En i Finland anträffad myrmecofil dipter, Forcipomyia myrmecophilus Egger. Medd. av Soc. pro F. et Fl. Fenn. 1918, S. 216—217.

GOETGHEBUER, M., 1994. Ceratopogonidae et Chironomidae récoltés par M. le Prof. Thienemann dans les environs de Garmisch-Partenkirchen (Haute-Bavière). Bull. & Ann. de la Soc. Ent. de Belg. 1934. S. 87—95.

—» - 1936. Tendipedidae (Chironomidae) in »E. Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region».

HELLÉN, W., 1929. [Forcipomyia eques.] Not. Entom. IX. S. 119.

KIEFFER, J. J., 1922. Nouveaux chironomides piqueurs habitant l'Algérie. Arch. Inst. Pasteur Afr. Nord. S. 494—518.

KLINGSTEDT, H., 1929. [Forcipomyia eques.] Not. Entom. IX. S. 119.

KROGERUS, R., 1932. Über die Ökologi und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta Zool. Fenn. 12.

—» - 1936. Egendomligt levnadssätt hos några dipterer. Not. Entom. Vol. XVI, S. 27.

KRUSEMAN, G., 1933. Tendipedidae Neerlandicae. Tijdschrift voor Entom. 1933. S. 119—216.

LUNDSTRÖM, C., 1910. Beiträge zur Kenntnis der Dipteren Finnlands. VI. Chironomidae. Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn., Vol. 33, N:o 10.

—»— 1916. Beiträge zur Kenntnis der Dipteren Finnlands. X, Suppl. 4. Ibid. Vol. 44, N:o 2.

MUNSTERHJELM, GUST., 1920. Om chironomidernas äggläggning och äggrupper. Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn. Vol. 47, N:o 2.

PHILLIPP, P., 1936. Parthenogenese, Geschlechtverhältnis und Gynandromorphismus bei Chironomiden. Entom. Rundschau. Jahrg. 54, N:o 5. S. 45—50.

STORÅ, R., 1934. [Nya Diptera nematocera.] Not. Entom. Vol. XIV N:o 4. S. 111.

—» — 1935. [För faunan nya nematocerer.] Not. Entom. Vol. XV. N:o 4. S. 111—113.

—»— 1936. [För faunan nya nematocerer.] Not. Entom. Vol. XVI. N:o 4.

Einige in Finnland neu gefundene Süsswassermollusken.

Von

Nils Hj. Odhner, Stockholm.

Dank der genauen Darstellung über die Verbreitung der Land- und Süsswassergastropoden Finnlands, die Professor A. Luther 1901 veröffentlichte, besitzt man seitdem eine gute Kenntnis dieser wichtigen Abteilung der finnischen Molluskenfauna. Was aber die Süsswassermuscheln betrifft, sind sie und ihre Verbreitung in Finnland noch sehr mangelhaft bekannt, und jeder Beitrag zur Kenntnis dieser Fauna ist daher von Bedeutung. Bis in die letzte Zeit hat man für diese Gruppe fast nur die zusammenfassende Arbeit von Westerlund (1897) zur Übersicht gehabt, und diese entspricht dem heutigen Stand der Wissenschaft nicht mehr. Ausserdem kommen für das Auftreten der kleineren Muscheln in Finnland nur die limnologischen Werke von Dr K. J. Valle (1928) und Dr H. Järnefelt (1934 und 1936) in Betracht, die nach meinen Identifizierungen die bei Bonitierungen von Seen angetroffenen Arten der Gattungen *Sphaerium* und *Pisidium* aus verschiedenen Gegenden von dem südöstlichen bis nach dem nördlichsten Finnland anführen. In diesen Arbeiten sind die meisten einheimischen Arten der beiden Gattungen wiederzufinden. Valle erwähnt ausser den gemeinen Arten einige für Finnland neue Kleinmuscheln, nämlich *Sphaerium subsolidum*, *Pisidium carelicum*, *P. henslowanum* und *P. conventus*, und Järnefelt verzeichnet zum ersten Male *Sphaerium nitidum* und *Pisidium moitessierianum* als finnische Arten. Da die genannten Verfasser aber blosse Namen mitteilen, und da ihre neuen Funde unbedingt eine ausführlichere Erörterung verdienen, scheint es mir angemessen, die betreffenden neuen Mitglieder der finnländischen Fauna und ihre sonstige Verbreitung etwas näher hier zu besprechen.

1. Sphaerien und Pisidien.

Sphaerium subsolidum CLESSIN 1888. Neun Exemplare dieser Art wurden von VALLE im See Hympölänjärvi am Nordende des Ladoga-Sees (westlich von Sortavala) in weniger als 4 m Tiefe gesammelt (Juli 1921; vgl. VALLE l. c. II, S. 52). Das grösste ist 8.4 mm lang (ODHNER 1926, Taf. 1, Fig. 15—21).

Die Typexemplare von *Sph. subsolidum* wurden von NATHORST 1870 als Fossilien in dem berühmten Lehm mit arktischen Pflanzen bei Alnarp in Schonen angetroffen und später von CLESSIN beschrieben. Sie liegen im Riksmuseum zu Stockholm (Paläozool. Abteilung) aufbewahrt und beim Vergleich mit den rezenten ist ihre Identität mit diesen sichergestellt. Die Wiederentdeckung dieser Art wurde von mir 1926 angemeldet; gleichzeitig konnte ich durch die wertvolle Beihilfe Prof. V. LINDHOLMS auch ihr Vorkommen im nördlichen Russland feststellen (im Fluss Potscha im Quellgebiet des Flusses Onega). Über denselben Fund macht auch SHADIN 1935 einige interessante Bemerkungen. Das Riksmuseum zu Stockholm besitzt von *Sph. subsolidum* ein Exemplar (L. 5.2 mm), das Dr G. STÅLBERG in dem Irtysch-Flusse etwa 10 km südwestlich von Omsk, West-Sibirien in der Litoralregion den 9/9 1927 gesammelt hat.

Sphaerium nitidum CLESSIN 1877. Diese in Finnland früher nicht angetroffene Art, die zuerst aus Sibirien beschrieben wurde (vgl. WESTERLUND 1877), kommt nur in den Seen und Flüssen des nördlichsten Gebiets von Finnland vor, wo sie JÄRNEFELT in den Seen Kivijärvi, Kiddjaur und Trifonajärvi sowie in dem Flusse Trifonajoki antraf. Ich habe 1921 *Sph. nitidum* aus dem nördlichen Schweden bekannt gemacht und gleichzeitig seine Validität als Art aufgrund von anatomischen und Schalenmerkmalen festgestellt. Im Jahre 1929 habe ich diese Merkmale noch näher besprochen und abgebildet (Textfig. 17, 18 b) und die Verbreitung der Muschel nach Süden bis in das Hochgebirgsgebiet von Härjedalen verschieben können. Durch ausgedehnte Untersuchungen in Nordschweden fand ich später, dass sie in dem lappländischen Waldgebiet weit nach der Küstenzone Västerbottens vordringt, und aus Material von norwegischen Sammlungen habe ich ihr Vorkommen auch in dem südlichen Hochgebirge Norwegens wenigstens bis in die Nähe von Gjövik nachweisen können. Ausserhalb der genannten Gebiete ist sie noch nicht mit Sicherheit bekannt; ohne Zweifel lebt sie aber auch im nördlichen Russland. SHADIN (1935, S. 520) vermutet, dass *Sph. corneum* var. *westerlundi* von den Solowskiinseln vielleicht *Sph. nitidum* sei. Über sein Vorkommen in Skandinavien und sein Verhalten zu *Sph. corneum* werde ich bei späterer Gelegenheit Näheres mitteilen.

Pisidium carelicum ODHNER 1926. Unter diesem Namen habe ich eine grosse Art beschrieben und abgebildet (l. c. Taf. 1, Fig. 1—8), welche VALLE in folgenden Seen nördlich vom Ladoga-See antraf (die Tiefenverhältnisse sind nach VALLE zitiert): Valkiajärvi, »in der tiefen Litoralregion oder im Profundal»; Polvijärvi, »im seichten Profundal (5.10 m)»; Loimolanjärvi, »wenigstens bis 5—6 m Tiefe»; Suovanjärvi, »in etwa 3 m Tiefe». Die maximale Länge der Art beträgt 7.5 mm (ODHNER 1926). Sie steht dem weit verbreiteten *P. cinereum* (= *casertanum*) am nächsten, ist aber bisher nur aus dem hier erwähnten Gebiet bekannt geworden.

Pisidium henslowanum SHEPPARD 1825. Nach WESTERLUND (1897) kommt die vorhandene Art in Schweden (Schonen bis Piteå), Norwegen (Bergen) und Dänemark vor. Dass sie aber auch in Finnland nicht ganz selten ist, zeigen die Arbeiten von VALLE und JÄRNEFELT. VALLE fand sie nördlich vom Ladoga-See in folgenden Gewässern: Hympölänjärvi (»selten in der seichten Profundalregion»); Ristijärvi und Riukupohja (»ausser im tiefen Lit. auch selten [häufiger im Riukupohja] im ganz flachen Prof.») — hier kam auch var. *inappendiculata*, STEENBERG 1917, vor; Haukkajärvi, v. *inappendiculata*, »im seichten Prof. (6—7 m Tiefe)»; Ryttyjärvi, 4—6 m. Dagegen fehlte *P. henslowanum* in den übrigen, humusstoffreicheren, Seen des von VALLE untersuchten Ladogagebietes. JÄRNEFELT (1936 b) verzeichnet diese Art von den Seen Rahkeenvesi und Alusvesi in Nord-Karelien (l. c., S. 188, 190), sowie von den an höheren Wasserpflanzen reichsten, mehr oder weniger mixotrophen Seen Niemisjärvi (1.5—4 m) und Kiurujärvi (4—8 m) unter den von ihm untersuchten Gewässern westlich von Iisalmi. Ausserdem fand ich *P. henslowanum* in Proben, die mir JÄRNEFELT schickte, von Uuksu (am nordöstlichen Ufer des Ladogasees); ferner von Rahkeenniemi (beim Einfluss des Koitajoki in den Pielisjoki, sehr schwacher Strom) und Ristisaari (im Pielisjoki), die beiden letzteren Lokalitäten nordöstlich von Joensuu. Demnach kommt diese Muschel auch im mittleren Finnland vor. Im nördlichsten Gebiet des Landes scheint sie aber nicht heimisch zu sein. Auch in Schweden habe ich sie im hohen Norden oder in Hochgebirgseen nicht angetroffen; am nördlichsten fand ich sie in den Seen Buddbyträsk, Degervattnet und Lakaträsk (nördlich von Boden); ausserdem liegt sie im Riksmuseum vor von ein paar kleineren Seen bei Övertorneå (coll. R. BERGENHAYN 1929).

Pisidium conventus CLESSIN 1877. Von VALLE (1928) in der finnländischen Fauna neugemeldet erweist sich diese nordisch-alpine Art durch JÄRNEFELTs Untersuchungen als eine in Finnland ganz typisch verbreitete. Die nach VALLE von *P. conventus* besiedelten Seen liegen in den Ton-, Felsen- oder Sandgebieten der betreffenden Gegend nörd-

lich vom Ladoga, wogegen kein See in der Moorgegend von Loimola *P. conventus* birgt. In jenen lebt die Muschel aber nur in der tieferen (profundalen) Region, und zwar sind, nach VALLE, die oberen Grenzen der von ihr bewohnten Zonen folgende: im Kuokkajärvi 3.6—4 m; im Helmijärvi 8 m, im Ristijärvi 5.4 m, im Haukkajärvi 7 m und im Saarijärvi 6.35 m. JÄRNEFELT fand *P. conventus* teils im mittleren Finnland, nämlich in dem tiefen und klaren, oligotrophen Kuorinkajärvi (in 29 m Tiefe), wie auch, nach Proben die noch nicht publiziert wurden, in dem limnologisch ähnlichen Puulavesi, westlich von St. Michel (in 14 m Tiefe), teils auch, und häufiger, in dem Petsamo-Gebiet und zwar in den Seen Kiddjaur (in 1—7 m Tiefe), Poarjaur (3—6 m) und Pazjaur (1—2 m). Aus diesen Angaben geht hervor, dass *P. conventus* in den südlichen Gegenden Finnlands in tieferem Wasser lebt als im hohen Norden, wo die Art auch in der seichteren Uferzone vorkommt. Dies steht in bester Übereinstimmung mit dem Vorkommen in Skandinavien. So zeigen Sammlungen, die N. v. HOFSTEN und G. ALM (1911) in dem Sarekgebirge machten und die im Riksmuseum aufbewahrt sind, dass *P. conventus* nicht nur in tiefem Wasser (wie im Virihaure bis in 76 m Tiefe), sondern auch in etlichen Seen in seichtem Wasser lebt (z. B. im Alajaure in 1 m Tiefe), wie auch in kleinen Tümpeln oberhalb der Baumgrenze. Die Verbreitung im südlichen Schweden ist aber auf die tieferen Seen beschränkt; in der Gegend von Gothenburg traf ich *P. conventus* nur unterhalb des 10 meter-Niveaus (vgl. LOHMANDER 1923). Später (im Juli 1923) habe ich der Art auch in Bohuslän in den Seen Hällungen (in 10—30 m Tiefe), zwischen Gothenburg und Uddevalla, und Kärnsjön (5—18 m), nördlich vom Gullmar Fjord, gefunden.[1]) Wenigstens der Hällungen muss, wie auch der Lygnern in Halland, wo *P. conventus* auch vorkommt, während der postglazialen Litorinazeit vom Meer transgrediert gewesen sein, und die Einwanderung von *P. conventus* hat also nachher erfolgen müssen. Die postlitorinale Einwanderung in die eben genannten Seen, die wohl kaum anders als durch Verschleppung mit Zugvögeln geschehen konnte, bietet aber eine Schwierigkeit in der erwähnten Tatsache, dass alle Seen in südlichen Gegenden nur in ihrer tieferen Region diese Art beherbergen, und man muss daher annehmen, dass entweder die Art

[1]) Von Småland hat LANG (1931) nach meinen Bestimmungen aus zwei Seen (Stråken und Frejen) je ein Exemplar dieser Art angeführt. In ergiebigerem Material, das mir vom Herrn Cand. C. PUKE zur Verfügung gestellt wurde, fand sich die Art nicht, und ich betrachte daher die frühere Bestimmung als falsch und auf Verwechselung mit der in jungen und schalenlosen Exemplaren sehr ähnlichen *P. cinereum* beruhend.

dort während einer kälteren Zeit in seichterem Wasser gelebt hat, wie heute in dem Hochgebirge, oder dass sie direkt aus diesem dahin verschleppt wurde.

Da die Entdeckungsgeschichte, Nomenklatur und aussernordische Verbreitung dieser Art etwas verwickelt und noch nicht zusammengestellt worden sind, will ich hier einige Tatsachen darüber rekapitulieren. Schon 1908 fand ich im Torneträsk in Schwedisch-Lappland eine Form von *Pisidium*, die sich durch das Vorhandensein einer einzigen Kieme jederseits von den übrigen bekannten Arten der Gattung unterschied; ich beschrieb sie daher unter dem Namen *Pisidium tornense* als neu. WOODWARD zog diese Art in seiner Pisidium-Monographie von 1913 als Synonym von *P. pusillum* JENYNS ein. Ich fand aber, dass ganz dieselbe Form wie *P. tornense* auch im Vättern-See vorkommt (vgl. EKMAN 1915), und dass *P. pusillum* von WOODWARD mit jener nicht identisch ist, sondern mit *P. nitidum* JENYNS (vgl. ODHNER 1929). Weiter wies ich nach, dass *P. tornense* eine alpine Verbreitung hat und mit *P. clessini* SURBECK aus dem Vierwaldstättersee identisch ist und auch in Irland und Wales alpin vorkommt (ODHNER 1921). Ich vermutete aber, dass *P. tornense* = *clessini* mit dem einen oder anderen der von CLESSIN beschriebenen zahlreichen Tiefseepisidien der schweizer Seen identifiziert werden könnte und daher noch einen anderen Namen definitiv erhalten dürfte. Diese Vermutung bestätigte sich, als ich die Clessinschen Tiefseepisidien einer kritischen Studie unterwarf, indem es sich dann endgültig feststellen liess, dass diese auf wenige Arten zu reduzieren waren, und dass für die vorhandene Art der älteste Name *P. conventus* ist, welche Art CLESSIN im Starnberger See während eines Dredge-Ausfluges der zoologischen Sektion der 50:ten Naturforscher-Versammlung zu München 1877 fand und zur Erinnerung daran benannte.

Was die Verbreitung dieser Art sonst betrifft, so hatte ich 1923 ihr Vorkommen auf Nowaya Semlya, nach der Ausbeute der norwegischen Expedition von 1921, nachgewiesen, und gleichzeitig konnte ich in Sammlungen des Universitätsmuseums zu Oslo das Vorkommen von *P. conventus* im arktischen und hochalpinen Norwegen feststellen, sowie die Tatsache, dass die Art, wie in Schweden, auch im südlichen Norwegen nur in tieferen Seen lebt. Später hat JULES FAVRE (1927) die Berechtigung dieser Art als distinkt und ihr Vorkommen in Schweizer Seen (in der Tiefe, nie oberhalb 4—5 m) bestätigt. Auch ihr Vorkommen in Grossbritannien ist nunmehr von OLDHAM (1933) erkannt worden — KENNARD & WOODWARD hatten dies in ihrer Arbeit von 1926 bezweifelt. Die Art wurde von mir (1923) auch im Attersee, Österreich, nachgewiesen. Schliesslich habe ich sie aus dem Teletzker See, in der Nähe von Artubasch im nordöstlichen Altai, Sibirien, erhalten, wo ei-

nige Exemplare vom Herrn Dr G. STÅLBERG den 11/8 1927 in 15 m Tiefe in dem seichten NW-Teil des Sees erbeutet wurden.

Pisidium moitessierianum PALADILHE 1866. Obgleich eine der kleinsten Arten der Gattung, ist diese Form jedoch sehr charakteristisch durch ihre hoch trianguläre Gestalt und die dicken Klappen, die an den Umbonen mit einer Falte versehen sind. Zusammen mit *P. conventus* bildet *P. moitessierianum* die Untergattung *Neopisidium* ODHNER 1921, deren wichtigstes Merkmal das Vorkommen nur einer einzigen Kieme jederseits ist, während die übrigen nordischen Arten deren zwei haben, von denen die hintere jedoch verkümmert (vgl. ODHNER 1923, Fig. 3; 1929, Fig. 21).

P. moitessierianum wurde zuerst von PALADILHE bei Montpellier im südlichen Frankreich entdeckt, dann als *P. parvulum* CLESSIN von JOHANSEN 1898 aus dem Furesö in Dänemark gemeldet und von WOODWARD (1913) auch als *P. parvulum* näher besprochen und bekannt gemacht. Diese Identifizierung wurde aber von STELFOX (1918) als unhaltbar nachgewiesen und die Art von ihm *torquatum* benannt, bis KENNARD & WOODWARD (1924) die Identität mit *moitessierianum* feststellen konnten. Seitdem hat man diese Art nicht nur in England, Dänemark und Frankreich aufgefunden, sondern auch an mehreren Orten in Deutschland (GEYER 1927), Holland und Böhmen (EHRMANN 1933), und JULES FAVRE meldet sie (1927) von Seen in der Schweiz. Aus Norddeutschland schickte mir Prof. SCHMIERER die Art von Bredereiche bei Fürstenberg in Mecklenburg, und aus Estland stellte ich *P. moitessierianum* in Proben fest, die mir Prof. RIIKOJA aus geringer Tiefe der Seen Tamula und Vagula zu Verfügung stellte (vgl. KRAUSP 1936). Ausserdem besitzt das Riksmuseum in Stockholm diese Art (von Herrn A. B. MAKAROV zu Bestimmung geschickt), aus Südrussland und zwar vom Kugurganski Liman, Dnjestr (den 4/12 1929 gesammelt) und vom Levechovski Liman, in der Mündung des Olchova-Flusses, Dnjepr (den 24/3 1930 gesammelt). SHADIN (1935) erwähnt die Art aus dem Wolga-Distrikt.

In Schweden hat nun *P. moitessierianum* eine eigentümliche Verbreitung. Zuerst fand ich die Art 1911 im Lygnern-See in Halland (vgl. LOHMANDER 1923, »P. tenuistriatum»; ODHNER 1929), dann im Hällungen in Bohuslän (in 10—30 m Tiefe, 20/7 1923). Sonst habe ich diese Art nirgendwo in ganz Schweden angetroffen, bis ich 1934 sie unerwartet in der nördlichsten Landschaft, Norrbotten, erbeutete, und zwar im Buddbyträsk bei Boden, 2—4 m, weicher Dyboden mit *Potamogeton* (17/8), und im Degervattnet (etwa 40 km NNW von Boden und 137 m ü. d. M.), 2 –6 m, harter Sandboden mit *Equisetum*. Im letztgenannten See kam sie mit der zoogeographisch interessanten Turbellarienart *Plagiostomum lemani* zusammen vor, die auch in dem naheliegenden

Lakaträsk auf sandigem Boden angetroffen wurde. In den Buddbyträsk, der nur 7.5 m ü. d. M. liegt, wie auch in die beiden Seen an der Westküste von Schweden, muss die Art erst nach der Litorina-Zeit hineingekommen sein. Auch in diesem Fall dürfte wohl Verschleppung durch Wasservögel der wahrscheinlichste Verbreitungsfaktor gewesen sein.

2. Planorbis (Gyraulus) riparius Westerlund 1865.

In einer Dredgeprobe vom Kuusna-See (nordöstlich von Joensuu), die von Järnefelt den 6/8 1928 gesammelt wurde, fanden sich zusammen mit *Planorbis* (*Bathyomphalus*) *contortus* etwa 15 Exemplare von *Gyraulus riparius*. Die grössten hatten einen Diameter von nur 2 mm und zeigten kaum 3 Windungen.

Mit diesem Fund wird eine für Finnland neue Gastropodenart in die Fauna eingeführt. Von den meisten Autoren wird die Art, nach dem Vorgehen von Westerlund, zur Untergattung (resp. Gattung) *Hippeutis* gerechnet. Dies hat sich aber als ganz unberechtigt erwiesen. In meiner Täkern-Monographie (1929, S. 23) stellte ich sie zu *Gyraulus*, ohne aber dies näher zu motivieren, da die Schnecke im Takern fehlt. Meine Gründe sind folgende. Wenn man die Systematik der Planorbiden auf anatomische Charaktere gründet, was wohl das vernünftigste ist, so wird man zugeben müssen, dass *Pl. riparius* sich an *Gyraulus* und nicht an *Hippeutis* anschliesst; er unterscheidet sich nämlich von *Pl. complanatus*, dem Typus der Untergattung (resp. Gattung) *Hippeutis*, durch einfacheres Begattungsorgan, dem die paarigen Drüsensäcke von *Hippeutis* ganz fehlen (vgl. Odhner 1929, Fig. 13), das aber am Ende des Vas deferens ein Stilett trägt ähnlich demjenigen der Arten von *Gyraulus*. Dieselben anatomischen Befunde ergaben sich an verschiedenem Material, teils von dem südlichen Schweden (Borås), teils vom mittleren (Uppsala). Auch das vorhandene finnländische Material ist in diesen Hinsichten ganz typisch, und sogar Exemplare von nur 2 3/4 Windungen und 1.7 mm Diameter zeigten ein deutliches, obgleich winziges, Stilett in der Penisscheide. — Auch die Schalencharaktere nähern diese Art mehr an *Gyraulus* als an *Hippeutis*.

Nach Gever (1927) kennt man *Pl. riparius* »sehr selten an wenigen und zerstreuten Punkten in Schweden, Dänemark, der Mark, Ostpreussen, Polen, Litauen, Westsibirien». Fossil ist er aber in Deutschland weiter verbreitet; auch in Ungarn ist die Schnecke nur fossil angetroffen worden und zwar »im Donauauswurfe bei Budapest» (Clessin 1887). Ehrmann (1933) fasst ihre allgemeine Verbreitung folgendermassen zusammen: »Nordosteuropäisch. Nordostdeutschland: In der

mittl. u. östl. Provinz Brandenburg, in Posen, West- u. Ostpreussen. Anschliessend in Polen und vereinzelt in Ungarn. Im Norden in Dänemark u. Südschweden. In Russland noch nicht nachgewiesen.» Später hat aber SHADIN (1935) *G. riparius* rezent aus dem Wolga-Distrikt gemeldet, und früher (1925) hatte DANILOVSKY diese Schnecke fossil in Ancylusablagerungen bei dem Ischora-Flusse im Gouvernement Leningrad angetroffen. Ausser Europa ist sie, durch WESTERLUND 1877 (S. 100), nur von Westsibirien bekannt geworden, und zwar von Selenkina (Slinkina) am Irtysch-Flusse in der Gegend nördlich von Tobolsk.

Literaturverzeichnis.

CLESSIN, S., Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg 1887.

—» — Über zwei neue Lamellibranchiaten aus den postglacialen Schichten Schonens. Öfvers. K. Sv. Vet.-Akad. Förhandl., 45, 1888.

DANILOVSKY, J., Beiträge zur Erforschung der quartären Conchylien aus den Ablagerungen der II Terrasse des Flusses Ischora. Isvestij Geol. Kom., 44, No. 4, 1925.

EHRMANN, P., Mollusken (Weichtiere). Die Tierwelt Mitteleuropas, v. BROHMER, EHRMANN, ULMER. 1933.

EKMAN, SVEN, Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiologie u. Hydrographie. 1915.

FAVRE, JULES, Les mollusques postglaciaires et actuels du Bassin de Genève. Genève 1927.

GEYER, D., Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. Stuttgart 1927 (3 Aufl.).

JÄRNEFELT, H., Zur Limnologie einiger Gewässer Finnlands. XI. Petsamo. Annales Societatis Zoolog-Botanicae Fenniae Vanamo. T. 14, No. 10, 1934.

—» — D:o XII. Ann. Zool. Societatis Zool.-Bot. Fenn. Van. T. 3, No. 3. 1936 (a).

—»— D:o XIII. Ibidem. T. 4, No. 2, 1936 (b).

KENNARD, A. S., & WOODWARD, B. B., Nomenclatorial Notes relating to British Non-Marine Mollusca. II. Proc. Malac. Soc. London, 16, 1924.

—»— , —» — , Synonymy of the British Non-Marine Mollusca. London 1926.

KRAUSP, CURT, Beitrag zur estländischen Molluskenfauna. Archiv f. Molluskenkunde, 68, 1936.

Lang, Karl, Faunistisch-Ökologische Untersuchungen in einigen seichten oligotrophen bzw. dystrophen Seen in Südschweden. Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2, Bd 27 (K. Fysiogr. Sällsk. Handl. N. F. Bd 42), Nr. 18, 1931.

Lohmander, Hans, Göteborgstraktens sötvattensmollusker. Göteborgstraktens Natur, 1923.

Odhner, Nils Hj., Sphaerium nitidum, A Siberian Freshwater Mussel, in Sweden. Proc. Malac. Soc. 14, 4, 1921.

» On some Species of Pisidium in the Swedish State Museum. Journ. of Conch. 16, 7, 1921.

—»— On the Anatomical Characteristics of some British Pisidia. Proc. Malac. Soc. 15, 4, 1923 (a).

» — Mollusca. Pisidium conventus Clessin (P. clessini Surbeck, partim). Rep. Sci. Res. Norweg. Exp. Novaya Zemlya, 1921, No. 6, 1923 (b).

—» — Revision der Clessinschen Tiefsee-Pisidien. Archiv f. Molluskenkunde, 55, 1923 (c).

—»— Two Fresh water Mussels from Carelia and Notes on some Forms of Sphaerium. Arkiv f. Zool. (K. Sv. Vet.-Akad.), 18A : 28, 1926.

» Die Molluskenfauna des Tåkern. Sjön Tåkerns Fauna och Flora utg. av K. Sv. Vet.-Akad., 8, 1929.

Oldham, C., Pisidium conventus in Carnarvonshire. Journ. of Conch. 19, 9, 1933.

Schlesch, H., Revidiertes Verzeichnis der dänischen Land- und Süsswasser-Mollusken mit ihrer Verbreitung. Archiv f. Molluskenkunde, 66, 1934.

Shadin, W. I., Über die ökologische und geographische Verbreitung der Süsswassermollusken in der UdSSR. Zoogeographica, 2, H. 4, 1935.

Stelfox, A. W., The Pisidium Fauna of the Grand Junction Canal in Herts. and Bucks. Journ. of Conch. 15, 1918.

Valle, K. J., Ökologisch-Limnologische Untersuchungen über die Boden- und Tiefenfauna in einigen Seen nördl. v. d. Ladoga-See. Acta Zool. Fennica, 1927.

Westerlund, C. A., Sibiriens Land- och Sötvatten-Mollusker. K. Sv. Vet.-Akad. Handl., 14, No. 12, 1877.

—»— Synopsis Molluscorum Extramarinorum Scandinaviae. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, 13 : 7, 1897.

Woodward, B. B., Catalogue of the British Species of Pisidium (Recent and Fossil). London 1913.

Zur Kenntnis der Euphyllopodenfauna Finnlands.

Von

Paavo Suomalainen und Esko Suomalainen.

1. BRANCHINECTA PALUDOSA (O. F. MÜLLER).

Im Sommer 1934 beschäftigten sich die Herren Mag. phil. Risto Tuomikoski und Mag. phil. Antero Vaarama mit botanischen Untersuchungen in dem geplanten Naturschutzgebiet Kutsajoki, bei etwa 66° 47′ n. Br. und 29° 55′ ö. L. im Kirchsp. Salla (Kuolajärvi) gelegen. Während einer Exkursion im Juli nach dem westlichen Ende der Talschlucht Pyhäkuru stiess Tuomikoski in einem kleinen Tümpel am Boden der Schlucht auf reichliche Mengen einer eigentümlich aussehenden, ihm aber unbekannten Euphyllopode, von der er jedoch in Ermangelung nötiger Hilfsmittel damals leider keine Proben konservieren konnte. Als er ein paar Tage später die Stelle wieder besuchte, war der Tümpel bereits eingetrocknet und das Krebstierchen verschwunden.

Im Sommer 1935 führten die Verfasser zusammen mit Herrn Mag. phil. Sulo Toivonen faunistische Untersuchungen im Kutsajokigebiet aus. Auf einer Exkursion am 14. VII. vom See Pyhäjärvi zum westlichen Ende der genannten Talschlucht Pyhäkuru entdeckten wir in einem ziemlich grossen Tümpel am Boden der Talschlucht, nicht weit von ihrer eigentlichen Mündung (Abb. 1), reichliche Mengen eines kleinen Krebstierchens, das sich bei später vorgenommener Bestimmung als die zu den Euphyllopoden gehörende *Branchinecta paludosa* (O. F. Müller) erwiesen hat. Eine mit dem Schmetterlingsnetz genommene Probe enthielt 18 ♂♂ und 3 ♀♀. Die Art war im Schluchttümpel mit seinem dunklen Steinboden leicht aufzufinden.

Abb. 1. Der Fundort von *Branchinecta paludosa* (O. F. Müller) in der Talschlucht Pyhäkuru in Salla. Links die nördliche Schluchtwand. Man beachte den am Ufer des Teiches sitzenden Mann (↑ ←)! — Aufn. Esko Suomalainen.

Karte 1. Die Verbreitung von *Branchinecta paludosa* (O. F. Müller) in Fennoskandien.

Die übrigen in Finnland gemachten Funde. In der Literatur wird nur ein einziger früherer Fund aus Finnland erwähnt (VÄLIKANGAS 1929—31, p. 226; Bericht über die Tätigkeit des Museums). Es handelt sich um eine von Herrn Doz. Dr. R. FREY am 18. VII. 1929 auf dem Fjelde Malla in Kilpisjärvi gefundene Probe. Bei einer Durchsicht der Sammlungen des Zoologischen Museums der Universität Helsinki, wo die besagte Probe aufbewahrt wird, haben wir festgestellt, dass hier nicht *Branchinecta paludosa* (O. F. Müller) vorliegt, sondern lediglich *Polyartemia forcipata* Fischer. Dagegen hat Herr Prof. Dr. K. M. LEVANDER uns aus seiner Materialsammlung freundlichst eine *Branchinecta*-Probe zur Untersuchung übergeben, von ihm am 25. VI. 1925 in Nurmensätti (etwa 69° 40′ n. Br. und 31° 25′ ö. L.) in Petsamo gefunden. Die Probe, 9 ♂♂ und 12 ♀♀ enthaltend, stammt aus einer Torfgrube am Ufer des Eismeeres. Ausser hier und jetzt in der Talschlucht Pyhäkuru ist die Art unseres Wissens in Finnland nicht gefunden worden.

Die allgemeine Verbreitung von *Branchinecta paludosa*. Von skandinavischen Forschern haben in neuerer Zeit insbesondere O. Lundblad (1916; 1920—21) und Sven Ekman (1922) sich in ihren Arbeiten mit der Verbreitung der fennoskandischen Euphyllopoden beschäftigt. Lundblad zählt in seiner umfassenden Studie alle ihm bekannten *Branchinecta*-Funde auf (p. 51—53), weshalb auf ihre nochmalige Wiederholung an dieser Stelle verzichtet werden kann.[1] Zur besseren Veranschaulichung der fennoskandischen Verbreitung der Art finden sich in der Karte 1 die von Lundblad verzeichneten Fundorte nebst den oben erwähnten finnischen Funden angegeben. Im übrigen kennt man die Art nach Lundblad (op. c.) und Linder (p. 187—188) von folgenden Stellen: Gouv. Archangelsk, Petschora, Kolgujew-Insel, Waigatsch-Insel, Nowaja Semlja, nördliches Uralgebiet, Nordsibirien, Neusibirische Inseln, Bering-Insel, Kamtschatka, Pribilof-Inseln, Alaska, Yukon Territory: White Horse (»2000 feet height»), Nordkanada, Labrador, Ellesmere-Land, Grinnel-Land, Grönland. Der einzige ausserhalb arktischen Gebietes fallende Fundort der Art befindet sich am Nordhang der Hohen Tatra in den Karpaten, wo sie in zwei Seen in 1650—1700 m Höhe gefunden worden ist (Hrabě). Wir haben es also mit einer typischen arktisch-zirkumpolaren Art zu tun, die, ursprünglich aus Grönland beschrieben, nur in Ausnahmefällen unterhalb der Baumgrenze angetroffen worden ist.

Züge aus der Ökologie von *Branchinecta paludosa*. Nach Ekman (1904, p. 74) ist *Branchinecta paludosa* ein arktisch-alpiner Kaltwasserbewohner, der während der Eiszeit oder wenigstens zu Ende derselben die mitteleuropäische Ebene und wohl auch den Südrand der Alpen und der Karpaten belebte. Ekman, der die Art in den nordschwedischen Fjeldgebieten in Torne-Lappland und

[1] Lundblad (p. 52) erwähnt den Fund von Tri-Ostrowa nach S. Fischer. Nach J. Sahlberg (1875, p. 321) ist die Art aus dieser Gegend auch von v. Middendorff gemeldet worden. Sahlberg erwähnt weiter (p. 321), die Art sei von Alex. Brandt aus Russisch-Lappland, doch ohne nähere Fundortsangabe angegeben worden. Ferner wird in der Literatur (Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1, p. 124) auch J. Sahlbergs eigener Fund aus Russisch-Lappland angeführt.

Sarek studiert hat, hat sie mit Ausnahme eines einzigen Fundes aus der Regio subarctica (vgl. LUNDBLAD 1915, p. 184) nur in der Regio arctica angetroffen. Auch LUNDBLAD, der die Art an ihrem südlichsten schwedischen Fundort, nämlich auf dem Helagsfjäll in Härjedalen angetroffen hat (LUNDBLAD 1914; 1915), hat das gleiche beobachtet: auch hier liegt nur ein einziger Fundplatz, etwa bei 900 m (1915, p. 184), in der Regio subarctica. Die norwegischen Fundlokale und das von Nurmensätti sowie diejenigen auf der Kolahalbinsel fallen auch in den Bereich der arktischen Region. In der Hohen Tatra lebt die Art als Relikt einer ehemaligen Glazialfauna in arktischen Verhältnissen in den Hochgebirgsregionen (EKMAN 1904, p. 54 u. 60). Pyhäkuru, wo wir die Art entdeckten, liegt dagegen im Gebiet der Nadelwaldregion, weit südlich von der eigentlichen Waldgrenze. Auf die »arktischen Verhältnisse» dieses Fundortes werden wir weiter unten noch zurückkommen.

In Nordschweden (EKMAN 1904, p. 119) tritt die Art am häufigsten in kleineren Weihern auf, wird aber auch in gegen Ende des Sommers austrocknenden Wassertümpeln, selten sogar auch in kleinen Seen angetroffen. Ganz ähnlich bemerkt auch SARS (p. 56), dass das Krebstierchen auf dem Dovre in kleinen Tümpeln lebt, die im Frühling bei der Schneeschmelze entstehen, gegen Ende des Sommers aber in der Regel austrocknen. Am genauesten sind die von der Art bewohnten Gewässer von LUNDBLAD beschrieben worden. Auf dem Helagsfjäll in Härjedalen (1915, p. 182) war die Art häufig oder sehr häufig in den meisten, wenn auch nicht allen Weihern. Diese waren stets sehr seicht, höchstens ein paar dm tief, recht klein und nie seeartig. Wenigstens einige von ihnen (1914, p. 162) trockneten gegen Ende des Sommers aus. Das Wasser war klar, die Vegetation dürftig, fast ausschliesslich aus lichten *Carex*-Siedlungen bestehend. Der Boden entbehrte fast stets jeglicher Vegetation.

In der Talschlucht Pyhäkuru wurde die Art in einem ziemlich grossen Tümpel am Boden der Schlucht gefunden. Auch hier war das Wasser sehr klar und den Boden bedeckte von den Talwänden durch den Frost abgespaltetes, heruntergefallenes Steingeklüft; wenigstens die phanerogame Vegetation fehlte völlig. Die grösste Wassertiefe im Teich war etwa 0.5 m. Die schon eingangs erwähnte Beobachtung

Tuomikoskis zeigt ebenfalls, dass die Art auch in Pyhäkuru in kleineren, später im Sommer sehr rasch austrocknenden Tümpeln vorkommt.

Nach den Untersuchungen Ekmans (1904, p. 119) ist *Branchinecta* im nördlichen Schweden ein stenothermer Kaltwasserbewohner, der in Gewässern lebt, in welchen die Temperatur selten Werte über + 14° C erreicht. Auf ihren südlicheren Fundplätzen in Härjedalen lebt die Art indes in weniger arktischen Verhältnissen, denn Lundblad (1914, p. 161) gibt als Temperatur eines sonnigen und seichten Weihers 9. VII. um 10 Uhr + 18° C und um 14 Uhr + 22° C an. Höhere Temperaturen erwähnt er nicht. Dagegen hebt er ausdrücklich hervor (1914, p. 162), dass in einigen anderen Pfützen die Temperatur nicht so hoch stieg. In einem von der Art bewohnten Tümpel in der Birkenregion betrug die Wassertemperatur am 16. VIII. um 14. 30 Uhr + 17° C. Auf Grund dieser Beobachtungen meint auch Ekman (1922, p. 243), dass über die Wohnplätze der Art nicht allein die niedrige Temperatur entscheidet, sondern vielmehr ihre tägliche Schwankung von niedrigen bis zu relativ hohen Werten.

Wir müssen bedauern, dass es uns, da wir ja das Kutsajokigebiet nicht zwecks hydrobiologischer Studien besuchten, in Ermangelung nötiger Instrumente nicht möglich war, die Temperatur des Wassers im Weiher der Talschlucht Pyhäkuru zu messen. Als einzige höchst subjektive Beobachtung sei jedoch erwähnt, dass das Wasser, das uns aus Not als Trinkwasser dienen musste, in diesem der Sonne offenen Weiher sich ziemlich warm anfühlte.

Sowohl Ekman (1904, p. 119) als Lundblad (1914, p. 161) geben an, dass die Männchen und Weibchen in gleicher Zahl auftreten. Das gleiche Verhältnis zeigt auch Levanders Probe aus Nurmensätti. Aus diesem Grunde mutet die grosse Mehrzahl der Männchen in unserer Probe (18 ♂♂, 3 ♀♀) am ehesten nur als ein durch das geringe Material bedingter Zufall an. Andererseits gibt aber Hrabě an, dass sämtliche Proben von der Hohen Tatra erheblich mehr ♂♂ als ♀♀ enthalten haben.

Im arktischen Amerika ist die Art auch in Brackwasser angetroffen worden (Johansen, p. 15—16).

Der Pyhäkuru-Fund und die allgemeinen Naturverhältnisse in der Schlucht. Wie aus obigem hervorgegangen sein dürfte, ist der *Branchinecta*-Fund von Pyhäkuru bis auf weiteres als einziger ausserhalb der Regio arctica und subarctica gelegen und somit als solcher biogeographisch sehr interessant.

Pyhäkuru ist eine tiefe, schmale, steilwandige Schlucht, die sich in einer alten Bruchspalte gebildet hat. Sie nimmt ihren Anfang in dem Schluchtsystem von Nivajärvi und Kutsajoki am Ostufer des sich von Norden in den Nivajärvi ergiessenden Pyhäjärvi und läuft dann in einem etwa 10 km langen Bogen bis Vuorijärvi. Die Umgebungen der Schlucht sind im allgemeinen bewaldet, der Wald besteht zu einem beträchtlichen Teil aus besseren, von der Fichte beherrschten Typen. In ihrem westlichen Ende ist die Schlucht sehr steilwandig, die Wände erheben sich zu einer Höhe von mehreren zehn Metern. Der Frost hat von den Wänden grosse Felsblöcke abgesprengt, und diese haben sich dann auf dem Boden der Schlucht zu einem gewaltigen und schwer beschreitbaren Geklüft angehäuft.

Für die Zusammensetzung der Vegetation und Fauna der in biogeographischer und ökologischer Hinsicht berühmten Schluchttäler des Kuusamo- und Kutsajokigebietes ist, wie bekannt, das Mikroklima der Schluchten von entscheidender Bedeutung. Im Winter häuft sich der Schnee in grossen Mengen auf dem Boden der Schlucht an, um erst spät im Sommer vollends zu schmelzen, so im Vorsommer eine beträchtliche Herabsetzung der Temperatur in der Umgebung und dadurch eine Verspätung der phänologischen Erscheinungen sowie eine Verkürzung der Vegetationsperiode bewirkend. Das entstehende Schmelzwasser hält den Boden der Schlucht lange feucht und ermöglicht die lange Erhaltung der Schmelzwassertümpel. Andererseits gibt das Verhältnis der einander gegenüber gelegenen Wände der in westöstlicher Richtung verlaufenden Schlucht zur Sonnenexposition Anlass zur Bildung von zwei ganz gegensätzlichen Lebensgemeinschaften. Die sich gegen den Süden öffnende Nordwand der Schlucht ist sonnig, warm und trocken, die ihr gegenüber liegende Südwand wiederum beschattet, kalt und feucht. Eine Folge hiervon ist auch, dass man in der Schlucht sowohl südliche als nördliche Elemente

der Flora und Fauna antrifft, wodurch die Talschluchten biogeographisch und ökologisch sehr an Interesse gewinnen.

Eine umfassendere Beschreibung der Vegetationsverhältnisse von Pyhäkuru liegt nicht vor. Kürzere Mitteilungen über die phanerogame Flora sind von Harald Lindberg, Pesola (1918 a, b; 1934) und Vaarama (1935 b) veröffentlicht worden. Aus diesen geht hervor, dass in der Talschlucht Pyhäkuru folgende in Finnland sonst (ausgenommen jedoch Salla und Kuusamo) nur aus dem Bereich der Regio arctica bekannten Pflanzenarten gefunden worden sind: *Melandrium affine, Saxifraga cernua, S. aizoides, Potentilla nivea* und *Arnica alpina*, ferner wenigstens folgende in Finnland mehr oder minder nördliche Arten: *Equisetum scirpoides, Asplenium viride, Woodsia alpina, W. glabella, Cystopteris montana, Eriophorum opacum, Carex Halleri, Poa glauca, Agropyrum latiglume, Salix hastata, S. glauca, Cerastium caespitosum* ssp. *alpestre, C. alpinum, Ranunculus hyperboreus, Draba magellanica* ssp. *borea* nebst ssp. *cinerea, Arabis alpina, Saxifraga caespitosa, S. nivalis, Epilobium davuricum, E. Hornemannii, Lappula deflexa, Myosotis silvatica, Euphrasia latifolia* und *Pinguicula alpina*. Das Vorkommen so vieler nördlicher Arten in der Talschlucht Pyhäkuru erweist deutlich, dass hier diesen nördlichen Pflanzen geeignete Lebensbedingungen zu Gebote stehen.

Hinsichtlich der Fauna der Talschluchten des Kutsajokigebietes sind wir bis auf weiteres noch sehr spärlich unterrichtet. Ein in der Literatur erwähnter Fund beansprucht jedoch in diesem Zusammenhang grösstes Interesse. Vaarama (1935 a) stiess nämlich am 1. VII. 1934 in der Talschlucht Kursuojankuru, einer benachbarten Schlucht des westlichen Schluchtsystems von Nivajärvi, auf ein Schneehuhn, *Lagopus m. mutus* (Montin), mit Jungen. Das Auftreten dieser völlig arktischen Art hier im Bereich der Nadelwaldregion liefert ein weiteres Zeugnis für die von diesen Schluchten dargebotenen nördlichen Lebensbedingungen.

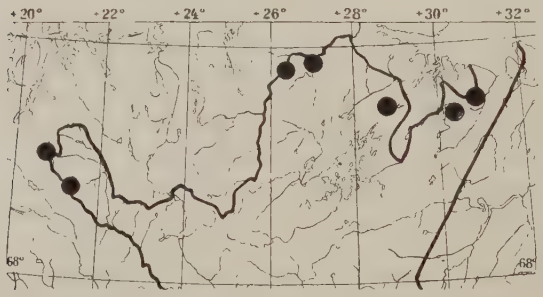
In dieser Weise tritt der Fund von *Branchinecta paludosa* nicht als ein isolierter Fund vor uns, sondern schliesst sich eng dem interessanten nördlichen Artenelement der Talschluchten von Kutsajoki an.

2. DIE ÜBRIGEN EUPHYLLOPODEN DER FINNISCHEN FAUNA.

Die Euphyllopodenfauna Finnlands weist einen erheblich geringeren Artenreichtum auf als diejenige Schwedens und Norwegens. Ausser *Branchinecta paludosa* sind hier nur zwei andere Formen angetroffen worden, nämlich *Polyartemia forcipata* Fischer und *Limnadia lenticularis* (L.).

Das Auftreten von *Polyartemia forcipata* Fischer in Finnland. Die Art, die zuerst von v. MIDDENDORFF in kleinen Tümpeln der sibirischen »Tundra» sowie auf der Kolahalbinsel gefunden wurde (SARS, p. 66), ist in ihrer Verbreitung streng nordeuropäisch und nordasiatisch. Bei uns ist sie häufiger angetroffen worden als *Branchinecta*. Uns sind folgende Funde der Art von finnischem Staatsgebiet bekannt (Karte 2). (Über die sonstige Verbreitung vgl. LUNDBLAD 1920—21, p. 53—54.)

Le. 1) Enontekiö, Lammasoaivi (»Lammasvaara»). 11. VIII. 1867. J. SAHLBERG und J. A. PALMÉN. In mehreren kleinen Tümpeln mit steinigem Boden am Fusse des Fjeldes Lammasoaivi gegenüber Vittanki. (Sammlungen des Zoologischen Museums. In der Literatur ist aber dieser Fund anders angegeben worden. SAHLBERG [1875, p. 320] berichtet nämlich, er habe zusammen mit A. PALMÉN die Art Mitte August 1868 oben auf dem Gipfel



Karte 2. Die Verbreitung von *Polyartemia forcipata* in Finnland.

des Fjeldes Lammasoaivi gefunden. Da aber SAHLBERG nach biographischen Angaben nur eine einzige Reise zusammen mit PALMÉN nach Enontekiö unternommen hat, und zwar gerade im Jahre 1867, so dürfte die Angabe auf der Etikette der Museumsprobe wohl stimmen.)

2) Enontekiö, Kilpisjärvi, Malla, regio arctica. 15. VII. und 18. VII. 1929. R. FREY. (Sammlungen des Zoologischen Museums.)

Li. 1) Utsjoki, Mantojärvi (»Mandojärvi»). 30. VI. 1894. J. SAHLBERG. Steiniger Fjeldtümpel in der Regio arctica von Mantojärvi 5 km SW. (Sammlungen des Zoologischen Museums. LEVANDER, p. 23.) Im Austrocknen begriffener Tümpel auf Sandboden in einem Fjeldpass vom See Mantojärvi 5 km W. (Sammlungen des Zoologischen Museums.)

2) Inari, Vainospää (»Vainogessimoaivi ein paar Meilen vom Gasthaus Järvenpää am See Tshuolisjärvi»). 15. VI. 1897. B. R. POPPIUS. In kleinen Fjeldtümpeln in der Regio arctica auf dem Scheitel des Fjeldes. (Sammlungen des Zoologischen Museums. POPPIUS.)

3) Utsjoki, Ailigas. 12. VIII. 1905. A. B. NYMAN. Teich mit Dyboden. (Sammlungen des Zoologischen Museums.)

4) Kirchdorf Utsjoki, regio subarctica. 1. VII. 1930. R. FREY. (Sammlungen des Zoologischen Museums.)

Lps. 1) Petsamo, Vuoremi. 1930. R. FREY. (Sammlungen des Zoologischen Museums. VÄLIKANGAS 1931—32, p. 317.)

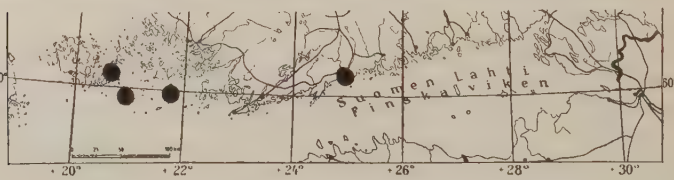
2) Petsamo, Kaulatunturi. 5. VIII. 1934. O. JÄRNEFELT. Kleiner Weiher in der Regio arctica auf dem Gipfel des Fjeldes. (Sammlungen des Zoologischen Museums. VÄLIKANGAS 1935—36, p. 265.)

Wie aus obigem hervorgehen dürfte, tritt die Art bei uns nur in der Regio arctica und subarctica auf. Sämtliche Funde, insofern eine nähere Beschreibung des Fundortes gegeben worden ist, stammen aus kleinen, zum Teil gegen Ende des Sommers recht rasch austrocknenden Tümpeln oder Weihern mit steinigem oder Dyboden. Über die Wassertemperatur liegen bei uns keine Angaben vor.

Ganz entsprechend stellen sich die Beobachtungen auch in Skandinavien (Sars, p. 65; Ekman 1904, p. 14 und 118—119; Lundblad 1914, p. 160). In Jeretik auf der Kolahalbinsel ist die Art häufig in Moortümpeln (Levander, p. 3). Die Art tritt oft in Gesellschaft mit *Branchinecta paludosa* auf (Sars, p. 65; Ekman 1904, p. 119; Lundblad 1915, p. 184). Auch die skandinavischen Funde stammen aus seichten und kleinen, nur seltener aus grösseren und tieferen Gewässern (Sars, l. c.) oder kleinen Seen (Ekman 1904, l. c.).

Schon Levander (p. 4) bemerkt, dass in den *Polyartemia*-Tümpeln auf der Insel Jeretik an der Murman-Küste die Wassertemperatur an warmen Sommertagen recht hohe Werte erreichen konnte. So wurde am 12. VII. 1898 um 17.30 Uhr, als das Thermometer im Schatten eines Gebäudes + 20° C zeigte, das Wasser in einem nahegelegenen seichten Tümpel + 21.5°C warm gefunden. Ekman (1904, p. 119) bemerkt, dass die Art in Schweden am häufigsten in kleinen und seichten Wasseransammlungen auftritt, deren Temperatur im Hochsommer bis zu 15—20° C ansteigen kann. Im oberen Teil der Regio arctica lebt *Polyartemia* nur in den allerseichtesten und wärmsten Pfützen. In einem von der Art bewohnten Weiher in Härjedalen betrug die Wassertemperatur am 6. VII. (Lundblad 1914, p. 160) um 12.30 Uhr am Ufer + 21° C, trotzdem dem Weiher von einem schmelzenden Schneehaufen ständig neues (kaltes) Wasser zugeführt wurde.

Das Auftreten von *Limnadia lenticularis* (L.) in Finnland. (Karte 3.) *Limnadia lenticularis* ist eines der interessantesten Mitglieder unserer Krebstierfauna. Die Art ist ursprünglich von Linné auf Grund von Uddmans Material unter dem Namen *Monoculus lenticularis* aus Finnland beschrieben worden (Linné 1758,



Karte 3. Die Verbreitung von *Limnadia lenticularis* (L.) in Finnland.

p. 635; 1761, p. 499). Genauere Angaben über den Fundort fehlen. Reichlich hundert Jahre vergingen, bevor wieder ein Fund dieser Art in Finnland gemacht wurde. Mitte August 1874 traf sie J. Sahlberg in Helsinki auf den »Roten Bergen» (»Rödbergen», jetziger Stadtteil Eira) ziemlich reichlich in kleinen, moosbewachsenen Pfützen mit Dyboden an. (Sammlungen des Zoologischen Museums. Sahlberg 1875; 1876 a.) Bis gegen Ende September war die Art dort in fast unveränderter Zahl zu finden, verschwand aber, als am 28. September starker Frost eintrat; seitdem wurden nur noch zwei Individuen gefangen. Sämtliche Tiere waren Weibchen.

Als folgender erwähnt die Art aus Finnland J. A. Palmén (p. 206), der sie wiederum an gleicher Stelle im Herbst 1878 reichlich in Felsentümpeln antraf. Im Jahre vorher hatte man vergebens nach ihr gesucht.

In den Sammlungen des Zoologischen Museums befindet sich noch eine Probe mit der Aufschrift: Helsingfors, O. Nordquist. Genauere Daten fehlen völlig.

Im Jahre 1879, in den Tagen 1.—13. VIII., fand O. M. Reuter die Art in Sottunga und Kökar auf Åland (Ahvenanmaa). (Sammlungen des Zoologischen Museums. Reuter.) Die Art trat hier sehr reichlich in kleinen Felsentümpeln auf, in denen zumeist *Ranunculus flammula* und als Bodenvegetation *Drepanocladus fluitans* coll. zu finden waren. In Pfützen auf kahlem Fels fehlte die Art.

Der folgende und bis auf weiteres letzte Fund aus Finnland datiert sich erst um ein halbes Jahrhundert später. Ende August 1930 fand nämlich Hanna Saltzman die Art in Nötö, ein wenig östlich von den vorigen Fundorten. (Sammlungen des Zoologischen Museums. Välikangas 1932—33, p. 372.) Der Grund zu diesen langen Zwischenperioden im Auftreten der Art kann natürlich zum Teil auch im Mangel an nötigen Beobachtungen liegen. Zieht man aber in Betracht, mit welcher Intensität die Pfützenfauna des westlichen Teiles unserer Südküste in der vergangenen Zeitperiode studiert worden ist, so dürfte für die Verschollenheit der Art auch ihr allgemein bekanntes sporadisches und zeitweises Auftreten, mit Vorliebe in kleinen temporären Wasserpfützen, verantwortlich gemacht werden können.

Lundblad hat sogar in ein paar Studien (1916, p. 250; 1920—21, p. 89—90) die Verbreitung von *Limnadia lenticularis* besprochen. Aus seinem Fundortsverzeichnis geht hervor, dass die Art über ein recht grosses Gebiet verbreitet, überall aber selten ist. Ausser aus Finnland kennt man sie aus Schweden, Norwegen, Dänemark (?), Deutschland, der Tschechoslowakei, Frankreich, der Schweiz und Rumänien. Falls sich *Limnadia americana* Morse als mit unserer Art identisch erweisen würde, wäre auch Nordamerika in das Verbreitungsgebiet von *Limnadia lenticularis* einzubegreifen.

LITERATURVERZEICHNIS.

Ekman, Sven, 1904: Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nord-schwedischen Hochgebirge. — Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Syst. 21.

—»— 1922: Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska Halvön. — Stockholm.

Hrabě, Sergěj, 1934: Ein neuer Fundort von Branchinecta paludosa (O. F. Müller) in der Hohen Tatra. — Arch. f. Hydrobiolog. 27, p. 277—285.

Johansen, Frits, 1922: Euphyllopod crustacea of the American Arctic. — Rep. of the Canad. Arctic Exped. 1913—18, Vol. VII, Part G. Ottawa.

Levander, K. M., 1901: Beiträge zur Fauna und Algenflora der süssen Gewässer an der Murmanküste. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 20, N:o 8.

Lindberg, Harald, 1914: Anmärkningsvärda växtfynd gjorda under en resa sommaren 1913 genom Kuolajärvi till Knjäsha vid Hvita hafvet samt vid Kandalakscha. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 40, p. 18—28.

Linder, Folke, 1932: Die Branchiopoden des arktischen Gebietes. — Fauna Arctica 6, p. 183—204. Jena.

Linné, Carl von, 1758: Systema Naturae. — Editio Decima. Tomus I. Holmiae.

—»— 1761: Fauna Svecica. — Editio Altera. Stockholmiae.

Lundblad, O., 1914: Some new localities for Polyartemia forcipata Fischer and Branchinecta paludosa (O. F. Müll.) in Sweden. — Entomol. Tidskr. 35, p. 159—163.

—»— 1915: Branchinecta och Polyartemia i Härjedalen. — Entomol. Tidskr. 36, p. 182—185.

—»— 1916: Om ett fynd av Limnadia lenticularis (L.) i Sverige, jämte några iakttagelser över artens biologi. Mit deutscher Zusammenfassung. — Zoolog. Bidrag från Uppsala 4, p. 249—268.

—»— 1920—1921: Vergleichende Studien über die Nahrungsaufnahme einiger schwedischen Phyllopoden, nebst synonymischen, morphologischen und biologischen Bemerkungen. — Arkiv för Zool. 13, N:o 16.

Palmén, 1881. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 6, p. 206—207.

Pesola, Vilho A., 1918 a: Luonto- etenkin kasvillisuussuhteista Oulankajoen varrella N-Kuusamossa ja Kutsajoen varrella Kuolajärvellä. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 44, p. 169—175.

—»— 1918 b: Huomattavia kasvilöytöjä N-Kuusamosta ja Kuolajärveltä. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 44, p. 229—246.

—»— 1934: Über die Felsenvegetation in NE-Kuusamo und SE-Kuolajärvi. — Annal. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 5, N:o 7.

Poppius, B. R., 1897: Berättelse öfver en resa till Enare Lappmark, sommaren 1897. — Handschrift in der Bibliothek des Zoolog. Instituts der Universität Helsinki.

Reuter, 1881. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 6, p. 234.

Sahlberg, John, 1875: Om Finlands hittills kända Phyllopoder och återfinnandet af Linnés Monoculus lenticularis. — Not. Sällsk. F. Fl. Fenn. Förh. 14, p. 317—321.

—»— 1876 a. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1, p. 123.

—»— 1876 b. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 1, p. 124.

Sars, G. O., 1896: Fauna Norvegiae. Bd. I. Beskrivelse af de hidtil kjendte norske arter af underordnerne Phyllocarida og Phyllopoda. — Christiania.

Vaarama, Antero, 1935 a: Lintuhavaintoja Kutsajoen alueella Kaakkois-Kuolajärvellä. Mit deutscher Zusammenfassung. — Ornis Fenn. 12, p. 58—59.

—»— 1935 b: Piirteitä Kuolajärven Kutsajoen alueen luonnosta ja lisiä tietoihin seudun kasvistosta. — Luonn. Yst. 39, p. 97—103, 142—145.

Välikangas, Ilmari, 1929—1931: Yliopiston Eläintieteellisen museon yleisten kotimaisten kokoelmien kasvu v. 1929—30. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 6, p. 224—227.

—»— 1931—1932: Kotimaisten yleisten eläintieteellisten kokoelmien kasvu 1930—1931. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 7, p. 316—318.

—»— 1932—1933: Yliopiston Eläintieteellisen museon yleisten kotimaisten kokoelmien kasvu v. 1931—1932. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 8, p. 371—372.

—»— 1935—1936: —»— v. 1934—35. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 11, p. 264—266.

Mikroklima und Artverteilung.

Von

Rolf Krogerus.

G. Kraus (1911) dürfte der erste Forscher sein, der die grosse ökologische Bedeutung der mikroklimatischen Milieuverhältnisse als artverteilender Faktor durch Beobachtungen und Experimente nachgewiesen hat. Er zeigt besonders die führende Rolle der Temperatur, vor allem der Bodentemperatur, als normierender Milieufaktor innerhalb der von ihm untersuchten Biotopen. Während meiner vieljährigen Studien über die Tierwelt der Moore Finnlands, habe ich oft Beobachtungen machen können, welche die Auffassung von Kraus stützen. In der folgenden Untersuchung, die eine vorläufige Mitteilung aus einer grösseren Arbeit über diesbezügliche Fragen bildet, werden einige Beobachtungen über die Temperaturverhältnisse als mikroklimatischer Milieufaktor vorgelegt.

METHODISCHES.

Aus der grossen Menge von Beobachtungen, die ich über das Mikroklima als ökologischer Faktor gemacht habe, greife ich einige heraus, die diese Frage von verschiedenen Seiten beleuchten. Diese sind:

1) Ein Vergleich der Tierbestände der Nord- und Südböschungen an den Ufern des Paanajärvi-Sees in Kuusamo, NE-Finnland.

2) Ein Vergleich der Tierbestände der Moore in höherer und niedrigerer Lage innerhalb des »Vaaragebietes»[1]) von Kuusamo.

[1]) Mit »Vaara» wird im Finnischen ein mittelhoher, bis zum Gipfel mit Wald bewachsener Berg bezeichnet.

3) Ein Vergleich der Tierbestände auf Braunmooren und Reisermooren.[1]) Die Beobachtungen wurden im Gebiet des Lojo-Beckens in SW-Finnland gemacht.

Bei den betreffenden Untersuchungen wurden zuerst eingehende und dauernde, sowohl qualitative wie quantitative Einsammlungen von den diesbezüglichen Biotopen vorgenommen. Die Methodik und Technik des Einsammelns kann ich hier übergehen, weil sie ausführlich in einer künftiger Arbeit behandelt werden sollen. Die in dieser Weise erhaltenen Artenlisten wurden dann verglichen, um die charakteristischen Verschiedenheiten der Artenbestände feststellen zu können.

Gleichzeitig mit diesen Untersuchungen habe ich Beobachtungen über die Temperaturverhältnisse auf den Einsammlungsbiotopen ausgeführt, wobei die Temperatur sowohl in der Luft, wie auch in den obersten Bodenschichten gemessen wurde. Ferner wurde in den meisten Fällen auch die relative Luftfeuchtigkeit gemessen. Bei diesen Messungen habe ich bezüglich der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit an Ort und Stelle aufgestellte Thermographen und Hygrographen benutzt, bei der Messung der Bodentemperatur habe ich Maximum- und Minimumthermometer verwendet. Einige bei diesen Messungen erhaltene Resultate sind in den folgenden Diagrammen graphisch dargestellt.

Um zu prüfen, wieweit der durch die Messungen festgestellte mikroklimatische Temperaturfaktor für die typischen Verschiedenheiten im Artenbestand, die durch die Einsammlungen konstatiert wurden, bestimmend gewesen sind, habe ich eine Reihe von Laboratoriumversuchen mit einigen der typischsten Tiere vorgenommen. Hierbei kam es mir in erster Linie darauf an das *Temperaturpräferendum* der Tiere festzustellen, in einigen Fällen sind auch die *Temperaturgrenzen der normalen Aktivität* bestimmt worden. Bei der Bestimmung des Temperaturpräferendums habe ich eine »Temperaturorgel» (Herter 1923, Bodenheimer und Schenkin 1928) benutzt. Der Apparat war in seinen Hauptzügen derselbe, wie der von Nordberg (1936, S. 71—72, Abb. 2) konstruierte und beschriebene, doch

[1]) Bei der Einteilung der Moore folge ich Cajander (1913).

insofern modifiziert, als an den beiden Enden des hölzernen Versuchskastens je ein Behälter von Metall, auf welchen der Kasten ruhte, angebracht war. Der eine Behälter wurde mit Wasser, das vermittels einer regulierbaren Petroleumlampe erwärmt werden konnte, der andere mit einer Kältemischung gefüllt. Als Deckel des Kastens wurde bei meinen Versuchen eine Glasscheibe benutzt, die durchlöchert war, und in deren Löchern Thermometer angebracht waren. Mit diesem Apparat konnte ich ein Temperaturgefälle von 10—40° C erhalten, das sich für meine Versuche als geeignet erwies. Durch die Glasscheibe konnten die Bewegungen und Reaktionen der Versuchstiere genau beobachtet werden. Jeder Versuch wurde in der Regel mit 20—30 Tieren derselben Art gemacht, und zwar mehrmals mit jeder Art, wobei die Ausgangstemperatur möglichst gleich war (siehe Herter 1923, S. 284). Jeder Versuch dauerte in der Regel 5 Stunden, welche Zeit sich als genügend erwies, um die Tiere in voller Ruhe ihr Präferendumgebiet aufsuchen zu lassen. Nur diejenigen Tiere, die sich auf dem Boden des Versuchskastens zur Ruhe niederliessen, wurden bei den Zählungen beachtet.

Bei meinen Untersuchungen über die Grenztemperaturen einiger Versuchstiere habe ich denselben Apparat, dessen ich mich bei dem Studium über die Temperaturreaktionen der Triebsandarthropoden bediente, verwendet (Krogerus 1932, S. 143).

BEOBACHTUNGEN AM NORD- UND SÜDUFER DES PAANAJÄRVI-SEES.

Der Paanajärvi-See ist eigentümlich durch seine Streckung in W—E-Richtung (Abb. 1). Mit seiner grossen Länge (21 km), seiner geringen Breite (Maxim. 1,4 km) und mit seinen hohen, oft steilen Ufern ist er besonders geeignet für vergleichende Beobachtungen über die Klima-verhältnisse, die Flora und Fauna seiner Ufer. Das nördliche, gegen Süden exponierte Ufer unterliegt der wärmenden Einwirkung der Mittagssonne, während das südliche, gegen Norden exponierte Ufer den grössten Teil des Tages im Schatten liegt. Die Temperaturverhältnisse an den beiden Ufern sind infolgedessen wesent-

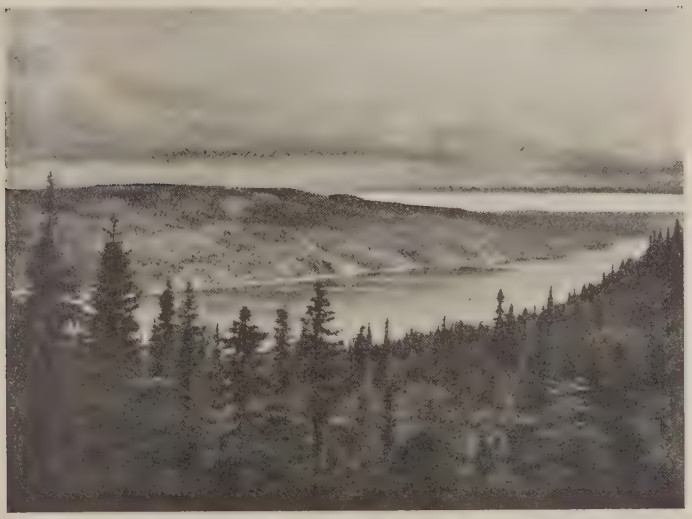


Abb. 1. Blick auf den Paanajärvi-See vom Nordufer.
Photo. Paavo Suomalainen.

lich verschieden, eine Tatsache, die sich u. a. darin äussert, dass die Schneeschmelze am südlichen Ufer erst 2 Wochen später abgeschlossen ist als am Nordufer. Übrigens sind die Niveauverhältnisse an den beiden Ufern ziemlich gleich: hohe, meist mit Fichtenwäldern bestandene »Vaara»-Berge, ragen bis zu einer mittleren Höhe von 200 m, über den Spiegel des Sees empor. Dazwischen finden sich zahlreiche Täler, durch die Bäche in den See hinabstürzen. Auf den Böschungen der »Vaaras» findet man häufig Gehängemoore (Auer 1923) von verschiedenem Typ, die einen direkten Vergleich gestatten. Auch die geologischen Verhältnisse sind beiderseits im grossen und ganzen gleich (Hackman & Wilkman 1926).

Die Einsammlungen von Arthropoden wurden auf verschiedenartigen Mooren beiderseits des Paanajärvi-Sees, sowohl auf Reiser- und Weiss- wie auch auf Braunmooren vorgenommen. Die Zusammenstellung der Artenlisten zeigte, dass neben mehreren, bei-

den Gebieten gemeinsamen Arten auch solche vorkommen, die ausschliesslich entweder an der Süd- oder an der Nordseite angetroffen wurden. Die auffallendsten von diesen Arten (soweit sie schon bestimmt worden sind), sind die folgenden:

Tabelle 1. *Arten, die ausschliesslich auf den Mooren des Südufers des Paanajärvi-Sees* (in nordexponierter Lage) *gefunden wurden.*

(Zusammen 30 Arten.)

Dicranomyia distendens Lundstr.
Tipula excisa Schumm.
Prionocera anceps Lacksch.
Boletina Lundbecki Lundstr.
B. borealis Zett.
Procladius crassinervis Zett.
Rhamphomyia modesta Wahlb.
Rh. unguiculata Frey.
Clinocera aucta Zett.
Phaonia alpicola Zett.
Hylemyia salicis Ringd.
H. conversata Tiens.
Argyroploce hyperboreana Karv.
Dyschirius norvegicus Munst.
Lampronota borealis Rom.
Euryproctus alpinus Hgn.
Teratocoris viridis hyperboreus J. Sahlb.

An diese Arten schliessen sich ferner die folgenden an, die sich freilich nicht auf den Mooren finden, aber nur oder hauptsächlich auf dem Südufer vorkommen:

Tabelle 2. *Arten, die ausserhalb der Moore nur oder hauptsächlich auf dem Südufer des Paanajärvi-Sees vorkommen.*

Agrotis gelida Sp. Schn.
A. rhaetica fennica Brandt.
A. tecta Hbn.
Acidalia frigidaria Schöyeni Sp. Schn.
Larentia infuscata Tngstr.
Notiophilus Reitteri Spaeth.
Bembidion Grapei Gyll.
B. difficile Motsch.
Cryptohypnus hyperboreus Gyll.
Evodinus borealis Gyll.[1])

[1]) Diese Art wurde auch in mehreren Exemplaren auf dem Nordufer in höheren Lagen gefunden.

Tabelle 3. *Arten, die ausschliesslich auf den Mooren des No ufers des Paanajärvi-Sees* (in südexponierter Lage) *gefunden wurden.*

(Zusammen 69 Arten.)

Phalacrocera replicata L.
Tipula hortulana Mg.
T. Sintenisi Lacksch.
Allocotocera pulchella Curt.
Zelmira semirufa Mg.
Lasiopogon cinctus L.
Thereva fuscinervis Zett.
Dolichopus brevipennis Mg.
D. notabilis Zett.
D. planitarsis Fall.
D. ungulatus L.
Porphyrops elegantula Mg.
Cordylura rufimana Mg.
Ochthera mantis DG.
Tetanocera unicolor Lw.
T. silvatica Mg.
T. elata Fabr.
Meromyza pratorum Mg.
Acroptena laticornis Ringd.
A. divisa Mg.
Wahlgrenia magnicornis Zett.
Limnophora aerea Fall.
L. nigripes (R. D.) Stein.
L. triangula Fall.
Hylemyia lasciva Zett.
H. strigosa Fabr.
Hydrotaea Pandellei Stein.
Pseudocoenosia longicauda Zett.
Coenosia ambulans Mg.
Hoplogaster mollicula Fall.
Deuteragenia intermedia Dahlb.
Symmorphus bifasciatus L.
Larentia sociata Bkh.
Crambus pratellus L.
Gaurotes virginea L.

Tabelle 4. *Arten, die ausserhalb der Moore nur oder hauptsächlich auf dem Nordufer des Paanajärvi-Sees vorkommen.*

Argynnis aglaia L.
Lycaena argyrognomon Brgstr.
Notodonta tritophus Esp.
Agrotis sobrina Gn.
Lygris prunata L.
Argyroploce caespitana Hb.
Cicindela maritima Latr.
Dyschirius arenosus Steph.
D. angustatus Ahr.
Bembidion aeneum Germ.
B. virens Gyll.
Negastrius pulchellus L.

Im folgenden will ich noch einen Vergleich zwischen zwei Köderfängen anführen, die am Abend und in der Nacht d. 21. Juli 1935 gemacht wurden. Die Köder wurden in zwei Linien, die eine an dem Süd-, die andere an dem Nordufer des Paanajärvi-Sees aufgehängt. (Die Prozentzahlen sind approximativ.)

Tabelle 5. *Vergleich zwischen Köderfängen beiderseits des Paanajärvi-Sees am 21. Juli 1935.*

Südufer (nordexponiert, ung. 120 Exx.)		*Nordufer.* (südexponiert. ung. 150 Exx.)	
Agrotis speciosa arctica Zett.	50 %	Agrotis festiva conflua Tr.	40 %
A. festiva conflua Tr.	32 »	A. speciosa arctica Zett. ..	20 »
A. hyperborea Zett.	3 »	A. hyperborea Zett.	16 »
A. rhaetica fennica Brandt.	3 »	Cymatophora duplaris L...	8 »
A. gelida Sp. Schn.	2 »	Agrotis occulta L.	5 »
Hadena adusta Esp.	2 »	Hyppa rectilinea Esp.	4 »
Mamestra pisi L.	2 »	Hadena adusta Esp.	3 »
Acronycta auricoma Fbr.	1 »	Mamestra dissimilis Knoch.	2 »
A. megacephala Fbr.	1 »	M. pisi L.	1 »
Agrotis occulta L.	1 »	Hadena rurea Fbr.	1 »
Mamestra glauca Hbn.	1 »	H. obscura Haw.	
Hyppa rectilinea Esp.	1 »		
Cymatophora duplaris L. ..	1 »		

Um die Temperaturverhältnisse an den beiden Ufern des Paanajärvi-Sees zu beleuchten, führe ich aus den Messungsserien folgendes an.

Diagramm 1 zeigt den Gang der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit während der Periode 26.—30. Juni 1935. Die Witterung war anhaltend trocken und heiter. Die Thermographen und Hygrographen waren beiderseits in gleicher Höhe, 10 m über dem Spiegel des Sees, frei, o h n e Ü b e r s c h a t t u n g, auf M i n e r a l b o d e n aufgestellt. Wir sehen, dass die Temperatur am Südufer durchweg niedriger als am Nordufer ist. Die Temperatur schwankt zwischen den Extremen + 5° und + 30° C. Dass die Temperaturkurve während des Tages zweispitzig ist, beruht darauf, dass die Stelle, wo der Thermograph aufgestellt war, am Morgen (um 6—9 Uhr) und am Nachmittag (um 17—20 Uhr) von der Sonne beschienen war, während sie des Mittags von dem hohen »Vaara» beschattet war. Das Nordufer zeigt höhere Temperaturen, zwischen + 9° und + 37° C schwankend. Auch die relative Luftfeuchtigkeit ist verschieden, und zwar ist diejenige am Südufer durchgehends höher und gleichmässiger.

Diagramm 2 zeigt den Gang der Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit während der Periode 1.—6. Juli 1935. Das Wetter war am Anfang der Periode ziemlich klar. Am 3. Juli um 12 Uhr

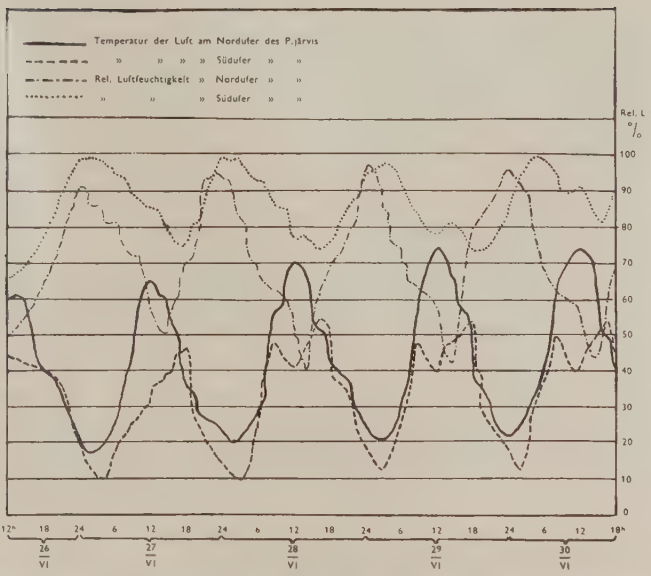


Diagramm 1. Temperatur der Luft und relative Luftfeuchtigkeit auf Mineralboden am Nord- und Südufer des Paanajärvi-Sees während der Periode 26.—30. Juni 1935.

fiel ein starker Regen, welcher eine bis zum 5. Juli dauernde Regenperiode einleitete. Die Messungsapparate waren diesmal auf Moorboden, 15 m über dem Spiegel des Sees aufgestellt und standen im Schatten und Regenschutz. Wir sehen auch hier durchschnittlich niedrigere Temperaturen und höhere relative Luftfeuchtigkeit am Südufer, woneben die bedeutend geringeren Variationen im Verlauf der Kurven auffallend sind.

Diagramm 3 zeigt die Verschiedenheiten in den Temperaturverhältnissen auf Moorboden an der Oberfläche und in 10 cm Tiefe auf dem Nord- und Südufer des Paanajärvi-Sees in gleicher Höhe. Die Messungen wurden vermittels Maximum- und Minimumthermometer ausgeführt. Man bemerkt die niedrigeren Temperaturwerte auf und im Moorboden am Südufer.

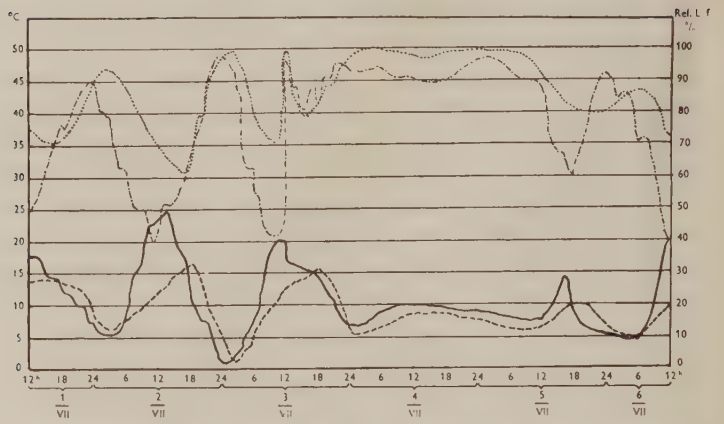


Diagramm 2. Temperatur der Luft und relative Luftfeuchtigkeit auf Moorboden am Nord- und Südufer des Paanajärvi-Sees während der Periode 1.– 6. Juli 1935. (Bezeichnungen wie im Diagramm 1).

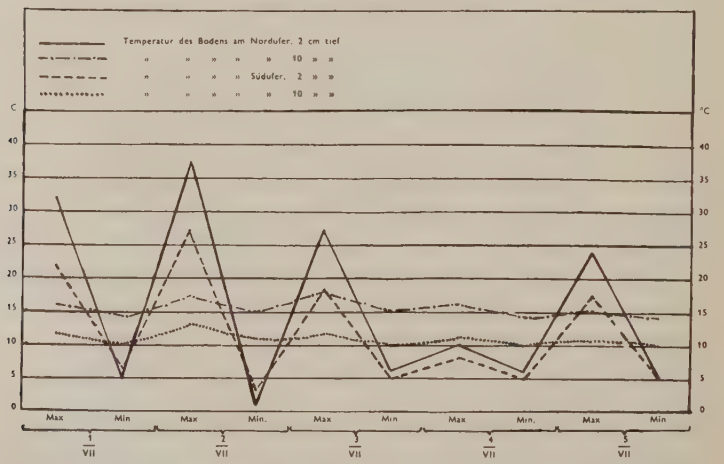


Diagramm 3. Maximum- und Minimumtemperaturen des Moorbodens am Nord- und Südufer des Paanajärvi-Sees während der Periode 1.—6. Juli 1935.

Die angeführten Beobachtungen zeigen eindeutig, dass sich das Mikroklima der nordexponierten Südböschung durch bestimmte Charakteristika von demjenigen der südexponierten Nordböschung unterscheidet, und zwar besonders durch niedrigere Mitteltemperatur (im Sommer), durch eine geringere Amplitude und grössere relative Luftfeuchtigkeit. Wenn also das »Vaaraklima» in der Gegend des Paanajärvi-Sees überhaupt einigermassen das Gepräge des maritimen Klimas hat, so ist dies besonders auf den nordexponierten Böschungen der »Vaaras» der Fall, wie schon früher von HEIKINHEIMO (1922) betont worden ist. Besonders ist noch zu beachten, dass in den nordexponierten Lagen die Vegetations- und Entwicklungsperiode etwa 3 Wochen kürzer ist.

Um nun zu ermitteln, in welchem Masse die Temperaturverhältnisse einen artverteilenden Faktor darstellen, der die Verschiedenheiten im Artenbestand an den beiden Böschungen des Paanajärvi-Sees erklären kann, wurde eine Reihe von Versuchen mittels der obenerwähnten »Temperaturorgel» (S. 291) gemacht. Einige Ergebnisse dieser Versuche gehen aus Tab. 6 hervor.

Tabelle 6. *Die Temperaturpräferenda einiger Insektenarten aus der Gegend am Paanajärvi-See. Die Zahlen geben die Prozente der Versuchstiere jeder Temperaturklasse an.*

Name	Temperaturklasse						
	10°	14°	18°	22°	27°	32°	40°
Boletina borealis	20	60	20	—	—	—	—
Rhamphomyia unguiculata	10	50	40	—	—	—	—
Bembidion difficile	15	70	15	—	—	—	—
Dyschirius norvegicus	50	50	—	—	—	—	—
Dyschirius globosus	5	15	45	25	10	—	—
Dyschirius arenosus	—	15	30	45	10	—	—
Bembidion rupestre	10	20	45	25	—	—	—
Zelmira semirufa	—	—	35	65	—	—	—
Lasiopogon cinctus	—	—	—	40	50	10	—
Dyschirius angustatus	—	—	—	25	75	—	—
Cicindela maritima	—	—	—	5	25	45	25

Zu dieser Tabelle ist folgendes zu erwähnen. Von *Dyschirius norvegicus* standen mir nur 4 Exemplare, von *D. angustatus* nur 8 Exemplare zur Verfügung: Von den übrigen Arten habe ich bei den Versuchen je 20 Exx. verwendet. Die Prozentzahlen sind abgerundete Mittelwerte von mehreren Versuchen. Die Arten der ersten Gruppe sind nur am Südufer gefunden, diejenigen der zweiten Gruppe sind Ubiquisten, diejenigen der dritten Gruppe wiederum sind nur am Nordufer beobachtet worden. Die *Dyschirius*-Arten sind Terricolen, die sich vorzugsweise einige cm unter der Oberfläche aufhalten. Eine gewisse Gesetzmässigkeit der gefundenen Temperaturpräferenda scheint mir dafür zu sprechen, dass *die mikroklimatischen Temperaturverhältnisse einen sehr wichtigen artverteilenden Milieufaktor darstellen.*

BEOBACHTUNGEN IN VERSCHIEDENEN HÖHELAGEN IN DER GEGEND DES PAANAJÄRVI-SEES.

Nördlich vom Paanajärvi-See erheben sich einige Fjelde beträchtlich über die Hochebene. Ich habe den Tierbestand auf Moorboden auf zwei von diesen Fjelden, dem Mutkatunturi (450 m ü. d. M.) und dem Mäntytunturi (553 m ü. d. M.) untersucht. Der ersterwähnte Fjeld ist bis auf den Gipfel vermoort, der letzterwähnte hat kleinere Versumpfungen in einer Höhe von ungef. 500 m, und ist von Mooren in einer Höhe von ungef. 400 m umgeben. Der Artenbestand auf diesen Mooren zeigte grosse Abweichungen von demjenigen in niedrigerem Niveau. Während eine sehr grosse Anzahl von Arten gar nicht auf den hoch gelegenen Mooren gefunden wurde, gab es andere, die entweder ausschliesslich oder entschieden dominierend in den höheren Lagen vorkamen (etwa 40 Arten). Die typischsten von diesen Arten sind in Tab. 6 angegeben.

Tabelle 6. *Insektenarten, die ausschliesslich oder vorwiegend in hoch gelegenen Mooren in der Gegend des Paanajärvi-Sees vorkommen.*

Ormosia alpina Zett.	I. Maquarti Zett.
Procladius crassinervis Zett.	Rhamphomyia albosegmentata Zett.
Iteaphila furcata Zett.	Rh. pusilla Zett.
I. oedalina Zett.	

Dolichopus armillatus Wahlb.
Hydrophorus alpinus W.
H. geminus Frey.
Syrphus lapponicus Zett.
Prosalpia moerens Zett.
Limnophora depressiuscula Zett.
L. alpica Zett.
L. carbonella Zett.
Hydrotaea scambus Zett.
Helina binotata Zett.
Hylemyia Freyi Ringd.
Dolerus scoticus arcticola Kiaer
Amauronematus arcticus Hgn
Erebia disa Thnbg.
Plusia parilis Hbn.
Dichelia lapponana Tngstr.
Pammene clanculana Tngstr.
Cataplectica auromaculata Frey
Anisosticta strigata Thnbg.
Podabrus lapponicus Gyll.
Deltocephalus limbatellus Zett.

Hierzu möchte ich noch folgende Arten hinzufügen, die allerdings nicht auf den Mooren vorkamen.

Agrotis tecta Hbn.
Anarta melanopa Thnbg.
Anthrocera exulans vanadis Dalm.
Pygmaena fusca Thnbg.
Argyroploce lemniscatana Kennel.
A. concretana Wocke
Evodinus borealis Gyll.
Nivellia extensa Gebl.
Bombus lapponicus F.
B. kirbyellus Curt.

Um die Temperaturverhältnisse in niedrigerem und höherem Niveau vergleichen zu können, wurden Thermographen während der Periode 8.—12. Juli 1936 auf Moorboden am Nordufer des Paana-

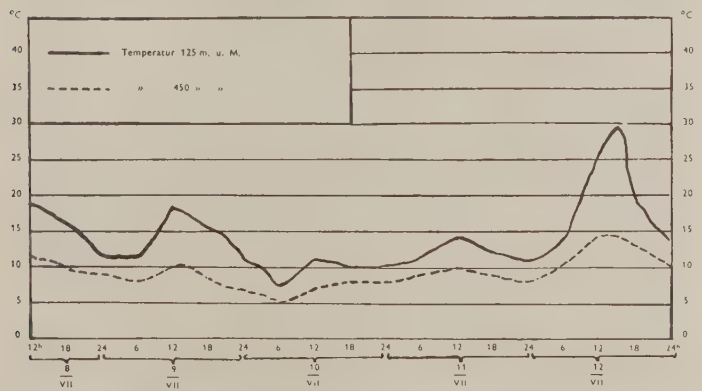


Diagramm 4. Temperator der Luft am Paanajärvi-See (125 m ü. M) und oben auf dem Mutkatunturi (450 m ü. M) während der Periode 8.—12. Juli 1936.

järvi-Sees in einer Höhe von 125 m ü. d. M., bzw. auf Moorboden oben auf dem Mutkatunturi, 450 m ü. d. M., aufgestellt. Die Witterung war während der ganzen Beobachtungsperiode trübe, die Tage 9. –11. Juli waren regnerisch. Die Messungsapparate standen im Schatten und Regenschutz. Die registrierten Temperaturen gehen aus dem Diagramm 4 hervor.

Es scheint mir, als wären auch in diesen Fall die Verschiedenheiten in den Temperaturverhältnissen der wichtigste Faktor.

BEOBACHTUNGEN ÜBER DEN ARTBESTAND AUF REISERMOOREN UND BRAUNMOOREN.

Bei einer Durchmusterung der Artenbestände auf den verschiedenen Moortypen, fällt die grosse Verschiedenheit derselben in die Augen. Eine grosse Anzahl von Arten kommt ausschliesslich auf einem bestimmten Moortyp vor. Ich kann diese Frage hier nicht in ihrem ganzen Umfange behandeln, sondern greife nur einige Spezialfälle heraus, die geeignet sind die in dieser Untersuchung erörterte Frage zu beleuchten.

Unter den Arten, die in SW-Finnland ausschliesslich auf braunmoorartigen Biotopen vorkommen, will ich hier *Mecostethus grossus* L. und *Tettigoniella viridis* L. näher behandeln. Diese Arten zeigen oft auf diesen Biotopen eine grosse Abundanz und scheinen hier ihr Lebensoptimum zu haben. Von sog. »tyrphobionten» auf Sphagnummooren, besonders Reisermooren, behandele ich *Formica fusca picea* Nyl., *F. uralensis* Ruzsky und *Agonum cricetі* Panz.

Dass die erwähnten Arten so stenotop bezüglich der verschiedenen Biotopen sind, beruht selbstverständlich auf vielen trophischen, edaphischen und klimatischen Faktoren. Einige Beobachtungen und Versuche, die ich gemacht habe, deuten jedoch ohne Zweifel darauf hin, dass auch in diesem Falle die mikroklimatischen Faktoren, besonders der Temperaturfaktor, ausschlaggebend sind.

Die hier erwähnten beiden Haupttypen der Moore, die Braunmoore (»Flachmoore») und Reisermoore (»Sphagnummoore», »Hochmoore») haben beide ihr spezifisches Mikroklima, ihr Eigenklima, das sich von demjenigen ihrer Nachbarschaft unterscheidet (siehe auch Peus 1932 S. 20 ff.).

Charakteristisch für das Eigenklima des Braunmoors sind die tieferen Temperaturen im Frühjahr, und die höheren Temperaturen im Herbst. Diese Temperaturverhältnisse sind im Frühjahr (und Frühsommer) dadurch bedingt, dass sich der nasse Untergrund langsamer erwärmt als trockener Boden, im Herbst wiederum das im Moorboden gebundene Wasser sich langsamer abkühlt. Ähnliche Züge zeigen sich auch in dem täglichen Temperaturgang, wie aus Diagramm 5 hervorgeht. Das Braunmoor hat somit ein Eigenklima, das einigermassen maritim genannt werden kann.

Das Eigenklima des Reisermoores ist ganz anders. Es äussert sich in einer Verschiebung der jahreszeitlichen Temperaturverhältnisse und in den Temperaturgängen im Wechsel von Tag und Nacht, mit grossen Amplituden, wie Diagramm 5 zeigt. Diese Umstände bedingen, dass das Reisermoor ein kontinentaleres Klima als seine Umgebung hat. Zugleich hat es infolge seiner verhältnismässig kürzen Wärmeperiode in gewissem Grade arktische Züge.

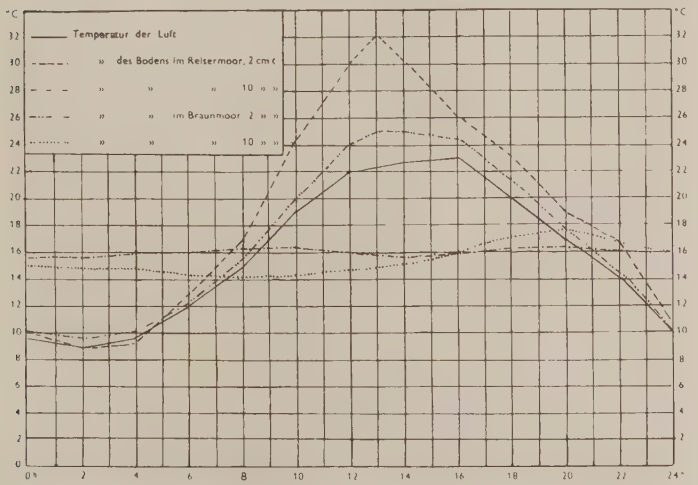


Diagramm 5. Temperatur der Luft und des Bodens im Reisermoor und im Braunmoor. Pellonkylä-Moor in Karislojo am 12. VII. 1934 (heller, klarer Tag).

Wir sehen also, dass in dem Eigenklima der beiden Moortypen ein wesentlicher Unterschied u. a. in den Amplituden der Tagesschwankungen besteht: die Sommeramplituden im Reisermoor sind in ihrem Maximalwerten annähernd doppelt so gross als diejenigen im Braunmoor (s. auch Helms und Jörgensen 1924). Durchschnittlich ist das trockene Reisermoor im Sommer viel wärmer als das nasse Braunmoor.

Ein sehr geeignetes Arbeitsfeld zur Untersuchung dieser Fragen fand ich in den Moorgebieten bei dem Pellonkylä-See (Kirchspiel Karislojo in SW-Finnland), wo Braunmoore und Reisermoore aus edaphisch chemischen Gründen nebeneinander vorkommen (siehe Krogerus 1924).

Um ermitteln zu können, wieweit die mikroklimatischen Temperaturverhältnisse die Verteilung der obenerwähnten Arten erklären können, habe ich mit Hilfe der Temperaturorgel das Temperaturpräferendum derselben festzustellen versucht.

Wir sehen also, dass *Mecostethus grossus* und *Tettigoniella viridis* ein auffallend niedriges Präferendum haben. Dies zeigt sich deutlich bei einem Vergleich mit dem sehr hohen Temperaturpräferendum (+ 24– 32° C) des auf Mineralboden in der Nachbarschaft sehr reichlich vorkommenden *Stauroderus bicolor*. Ich möchte somit behaupten, dass es in erster Reihe die mikroklimatischen Temperaturverhältnisse sind, die den erwähnten Arten das Braunmoor als Lebensraum anweisen.

Bezüglich der auf Reisermooren vorkommenden Arten ist die Sache verwickelter. *Formica fusca picea* hat ein niedriges Präferendum, während dasselbe für *Formica uralensis* und *Agonum ericeti* sehr hoch ist, und zwar bei der ersterwähnten Art wesentlich höher als bei der in der Nachbarschaft auf Mineralboden reichlich vorkommenden *Formica rufa* (Siehe Abb. 2).

Nun verhält sich die Sache indessen so, dass *Formica fusca picea* hauptsächlich in den Sphagnum-Bulten lebt und dieselben nur am Morgen und Abend verlässt um Streifzüge zu unternehmen. Wie aber Diagramm 5 zeigt, dringt die Sonnenwärme nur ganz unbedeutend in die Sphagnum-Decke ein. Ganz anders ist es mit *Formica uralensis* und *Agonum ericeti*. Sie bewegen sich ja vorzugsweise auf der Oberfläche, und zwar während der wärmsten Zeit des Tages. Dieser Um-

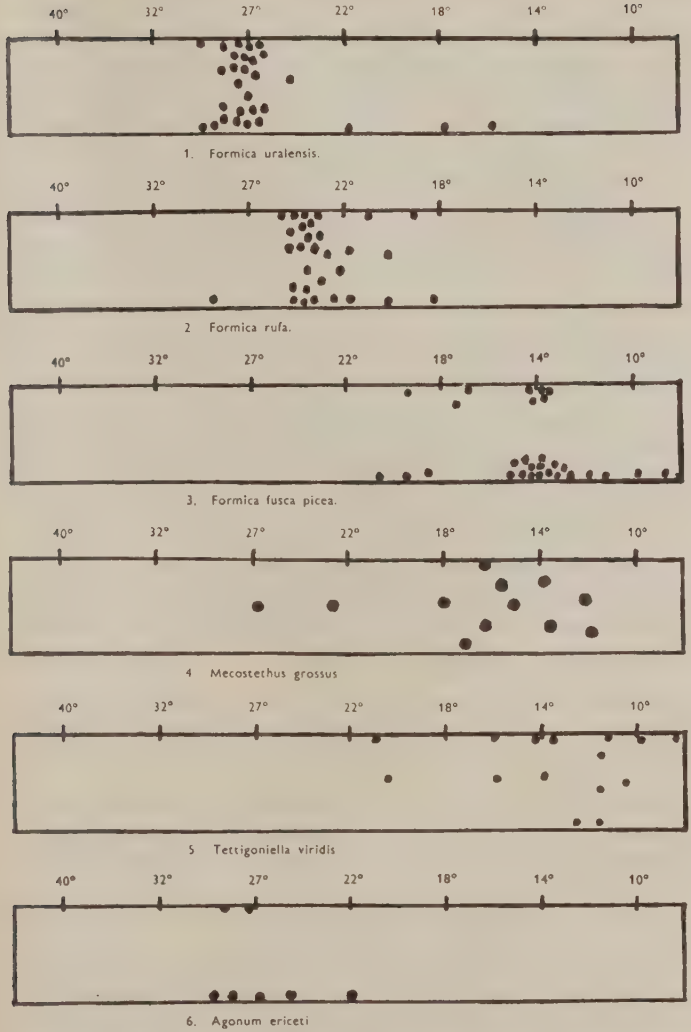


Abb. 2. Die Verteilung einiger Versuchstiere auf verschiedenen Temperaturzonen in der Temperaturorgel nach 5-stündiger Wärme-Exposition.

stand passt sehr wohl zu ihrem auffallend hohen Temperaturpräferendum. Hinsichtlich *Formica uralensis* ist es sehr erklärlich. Der Schwerpunkt ihres Areals liegt (nach Peus 1932 und Skwarra 1924) in der Ostpaläarktis, wo sie vom Amurgebiet bis zu der südlichsten Teilen des Urals nachgewiesen wurde. Hier ist diese Ameise überall ein ausgesprochenes Steppentier und lebt als solches auf trockenen Hängen der Hügel und Berge. Die westwärts bis nach Mittel- und Nord-Europa hinein vorgeschobenen Bestände dieser Art sind auf Reisermoore beschränkt. Sie hat also hier die in klimatischer Hinsicht am kontinentalsten betonten Biotopen aufgesucht.

Es ist auch von grossem Interesse *Formica uralensis* mit anderen nahe verwandten Ameisen bezüglich des Termines des Beginns bzw. der Beendigung der Winterruhe zu vergleichen. Es stellt sich heraus, dass *F. uralensis* bei uns schon im April in voller Aktivität ist, während ihre Gattungsgenossen, z. B. *F. rufa* und *F. sanguinea* noch in der Kältestarre liegen. Ebenso fällt diese Art oft erst im November in Winterschlaf, während die anderen Arten schon längst, oft schon Ende September zur Winterruhe gegangen sind.

Diese Umstände werden durch die ausserordentlich weite biotische Potentiale dieser Art erklärt. Meine Versuche über die kritischen Punkte derselben, mit naheverwandten Arten verglichen, haben folgende Resultate ergeben:

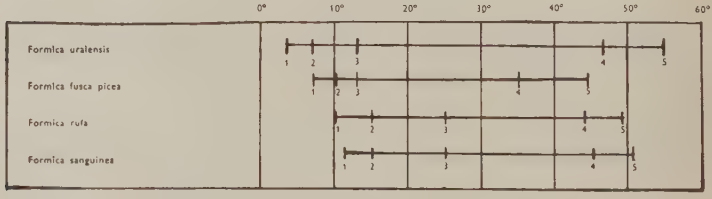


Diagramm 6. Reaktionspunkte verschiedener Versuchstiere. — Abszisse: Temperatur in C°.

Punkt 1. Die erste Bewegung wird beobachtet.
„ 2. Alle Versuchstiere haben sich aufgerichtet.
„ 3. Volle Lebhaftigkeit bei den Versuchstieren.
„ 4. Das erste Zeichen von Ermattung.
„ 5. Wärmeparalyse bei allen Versuchstieren.

Diese Tatsachen sind leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, dass *Formica uralensis* eigentlich ein Steppentier ist, das innerhalb seines eigentlichen Verbreitungsbezirks sehr bedeutenden Temperaturschwankungen ausgesetzt ist.

Ähnlich dürften die Verhältnisse bei *Agonum ericeti* liegen.

Auch die zuletzt angeführten Untersuchungen zeigen meines Erachtens die grosse Bedeutung des Mikroklimas, speziell der Temperatur, als artverteilenden Faktor.

Ich bin mir vollständig darüber klar, dass die Frage der Ursachen der Artverteilung durchaus nicht durch die Festellung der Bedeutung eines einzigen ökologischen Faktors gelöst werden kann. Überhaupt dürfte es keinen Fall geben, wo ein einziger Faktor allein das Vorhandensein einer Art auf einem Biotop bestimmt. Ausschlaggebend ist letzten Endes der »holozöne Einheitsfaktor», die Resultante aller Faktoren, der klimatischen, edaphischen, trophischen und historischen. Doch kann jeder Faktor, einzeln, wenn er auf den verschiedenen Biotopen scharf markiert und verschieden ist, in Übereinstimmung mit dem ökologischen Minimumgesetz, als der wichtigste Begrenzer des Vorkommens der Arten wirken. Aus dem oben Angeführten dürfte hervorgehen, dass der mikroklimatische Temperaturfaktor in hohem Grade diese Eigenschaft besitzt.

LITERATURVERZEICHNIS.

Auer, Väinö, 1923: Suotutkimuksia Kuusamon ja Kuolajärven vaara-alueilta. — Comm. ex. Inst. Quaest. Forest. Finl. *6*.

Bodenheimer, E. F. u. D. Schenkin, 1928: Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. I. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten. — Zeitschr. Vergl. Physiol. *8*.

Cajander, A. K. 1913: Studien über die Moore Finnlands. — Fennia *35*.

Hackman, V. u. W. W. Wilkman, 1926: Geologisk öfversiktskarta över Finland. Sektionen D 6 Kuolajärvi. Beskrivning till bergartskartan. — Geologiska kommissionen i Finland.

Heikinheimo, Olli, 1922: Pohjois-Suomen kuusimetsien hoito. — Comm. ex. Inst. Quaest. Forest. Finl. *5*.

Helms, A. u. C. A. Jörgensen, 1924: Temperaturforholdene paa Maglemose og deres Betydning för Vegetationen. Maglemose i Grib Skov. II — Bot. Tidsskr. *38* — København.

Herter, K., 1923: Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille (*Acheta domestica*) und der roten Waldameise (*Formica rufa*) Biol. Zbl. *43*.

Kraus, G., 1911: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Versuch einer exakten Behandlung des Standorts auf dem Wellenkalk. — Jena.

Krogerus, Rolf, 1924: Pellonkylä träsk. En utvecklingshistorisk studie. — Fennia *44*.

—»— 1932: Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. — Acta Zool. Fenn. *12*.

Nordberg, Sven, 1936: Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen. — Acta Zool. Fenn. *21*.

Peus, Fritz, 1932: Die Tierwelt der Moore. — Handbuch der Moorkunde, herausgegebegeben K. v. Bülow. III. — Berlin, Gebr. Borntraeger.

Skwarra, E., 1924: Die Ameisenfauna des Zehlaubruches. — Schr. Phys.-ökon. Ges. Königsberg *66*.

Klimabedingte Artenareale.

Von

Ole Eklund.

Seit den ältesten Zeiten ist mehrfach und in verschiedenen Gegenden der Erde die Bedeutung des Klimas für die regionale Verteilung der Pflanzenarten wie für die Organismen überhaupt beobachtet worden. Dieser biogeographisch wirkende Klimaeinfluss äussert sich in sowohl horizontaler als vertikaler Richtung. Besonders in Gebirgsgegenden sind die Veränderungen der Pflanzendecke recht schroff, was ja natürlich mit den vertikal zusammengedrängten Klimastufen Hand in Hand geht. Hierdurch werden die Wirkungen des Klimas als pflanzengeographischer Faktor in den Gebirgen weit offenbarer als in der Ebene, wo viel ausgedehntere Räume zwischen den z. B. südnördlich aufeinanderfolgenden Klimastufen liegen, die ausserdem allmählicher ineinander übergehen. Gerade wegen der letzterwähnten Erscheinung müssen grosse Gebiete bereist und erforscht werden, ehe diejenigen Verschiedenheiten der Flora deutlich hervortreten, die durch das Klima bedingt sind. Solche Artenareale sind auf makroklimatische Einflüsse zurückführbar und im allgemeinen gegen einander sehr unscharf abgegrenzt, dies um so mehr je topographisch gleichförmiger die geographischen Räume sind.

Immerhin gibt es eine mikroklimatische Beeinflussung, die wie es scheint eine sogar sehr bedeutende biologische Rolle spielt und zwar innerhalb relativ sehr kleiner Gebiete. Insbesondere gilt das gesagte für topographisch abwechslungsreiche Gegenden. In unserem Lande finden wir ein solches Gebiet vor allem im Südwesten: die unerhört zersplitterten und inselreichen Archipele des Schärenmeeres SW-Finnlands. Innerhalb dieses Schärengebietes habe ich während der letzten Jahre Untersuchungen ausgeführt, die speziell zur Beant-

wortung der Frage nach der Bedeutung und Wirkungsart des Klimas für die geographische Verteilung der spontanen Florenelemente des betreffenden Gebietes streben. Die erwähnten Untersuchungen haben einige Resultate geliefert, die gewisse Gesichtspunkte allgemeineren Interesses zu ermöglichen scheinen. Im Folgenden werde ich in zusammengedrängter Form meine wichtigsten Ergebnisse darstellen.

MATERIAL UND METHODIK.

Es ist gebräuchlich gewesen, dass klimatische Fragen gegen den Hintergrund klimatischer Daten behandelt werden. Besonders der tägliche, monatliche und jährliche Temperaturgang, graphisch auf der Basis längerer Beobachtungsserien veranschaulicht, ist im allgemeinen als wichtiges Material in klimabiologischen Erörterungen verwertet worden. Ich bin einen anderen Weg gegangen, in dem ich gerade die Lebewesen als das beweiskräftigste Material betrachtet und verwendet habe. Und dies aus folgenden Gründen:

Vom Anfang an habe ich nach einer gewissermassen statistischen Linie gearbeitet, d. h., ich habe das floristische Material[1]) solchen Gesichtspunkten gemäss zusammengebracht, dass dieses Material zuerst eine Wahrscheinlichkeitslösung der Kausalitätsprobleme andeutet, welche Lösung dann weiter und von verschiedenen Seiten aus nachgeprüft werden kann. Aber jede Statistik, die nicht auf einer sehr grossen Zahl von Einzelfällen fusst, kann durchaus irreführend werden. Aus diesen Ursachen muss das floristische Material weit grösser sein, als was eine blosse (und sogar recht genaue) Feststellung der allgemeinen Verteilungszüge der Arten erfordern würde. Auf einer Karte in kleinem Massstabe werden z. B. zahlreiche Fundpunkte einander verdecken, was ja in erster Hand zu zeigen scheint, dass die Untersuchungsgenauigkeit bis ins Unnötige getrieben worden ist. Das ist jedoch nicht der Fall, wenn man aus dem Materiale mehr als die geographische Verbreitung allein auslesen will.

[1]) Nomenklatur: die Gefässpflanzen hauptsächlich nach LINDMAN, die Moose nach BROTHERUS, die Flechten hauptsächl. nach MAGNUSSON.

Das Zusammenbringen eines derart grossen Materiales ist natürlich sehr zeitraubend und mühevoll. Darum muss das zu erforschende Gebiet einerseits so klein sein, dass es Gegenstand einer recht detaillierten und vor allem gleichförmigen Erforschung werden kann, aber andererseits ist es notwendig, dass das betreffende Gebiet zugleich so gross ist, dass die Artenverteilungszüge als nicht nur lokal bedingt angesehen werden können, sondern Schlussfolgerungen allgemeinerer Tragweite gestatten. Als ein geeignetes Spezialgebiet habe ich die Schärenarchipele beiderseits Skiftet ausgewählt (Fig. 1). Aus praktischen Gründen sind die betreffenden administrativen Kirchspielgrenzen, sowohl innerhalb des Spezialgebietes als auch als Grenzlinien gegen die umliegenden Archipele beibehalten worden. Mein Spezialgebiet umfasst: auf der åboländischen Seite von Skiftet die Kirchspiele N a g u, K o r p o, H o u t s k ä r und I n i ö, auf der åländischen K ö k a r, S o t t u n g a, K u m l i n g e und B r ä n d ö. Anfangs hegte ich die Absicht auch F ö g l ö und V å r d ö mitzunehmen aber ich bin nach Exkursionsfahrten in diesen Kirchspielen zur Überzeugung gekommen, dass es noch jahrelang dauern würde, ehe diese zwei Kirchspiele gleich genau wie die übrigen Teilgebiete meines Spezialbezirkes erforscht werden könnten. Und für Fragen derjenigen Art, die kausalbiologisch betont sind, ist es notwendig persönlich das ganze Gebiet zu untersuchen und die autökologischen wie die synökologischen Züge unter ein und denselben Gesichtswinkel zu bringen. Darum habe ich das soeben angegebene Gebiet erwählt und glaube das richtige getroffen zu haben.

Zur Zeit habe ich ein Notizmaterial zusammengebracht, das wenigstens rund 250000—300000 Pflanzenlokalitäten repräsentiert. Die untersuchten Punkte verteilen sich gleichförmig über das ganze Spezialgebiet, einschliesslich der äussersten Meeressäume sowohl im Norden als im Süden. Ich glaube behaupten zu können, dass das floristische Material hohen Ansprüchen an Genauigkeit entspricht und als Basis der unten folgenden Erörterungen sehr wohl dienen kann. Des Vergleiches halber in bezug auf die übrigen Karten füge ich eine Karte über die Untersuchungsdichte innerhalb des Spezialgebietes bei. Es sei betont, dass die Nachbargebiete beiderseits des Spezialbezirkes mir keineswegs unbekannt sind.

Die Ursache dazu, dass ich auf meteorologische Daten verzichte und biologische Klimaindikatoren verwende ist einerseits meine durch Naturbeobachtung gewonnene Überzeugung, dass z. B. Temperaturkurven u. dgl., selbst wenn sie auf Beobachtungen an sehr vielen Orten innerhalb des Untersuchungsgebietes fussten, keine Möglichkeiten einer sicheren Deutung der Artenverteilung darbieten können. Andererseits sind bei der Kartenerrichtung so bemerkenswerte und zwar fast detailliert übereinstimmende Züge der Verbreitung mehrerer Arten zum Vorschein gekommen, dass sie kaum anders als die Wirkungsresultate eines bestimmten pflanzengeographischen Faktors aufgefasst werden können. Die betreffenden Arten sind diejenigen, die ich früher als »Schärenpflanzen» bezeichnet habe (vgl. Eklund 1931, S. 23, Karten S. 36) und deren geographische Verteilung durch einen sehr augenfälligen Umstand charakterisiert ist: sie vermeiden streng die grossen Inseln aber treten ± regelmässig und häufig auf den kleinen Schären auf. Hier sei sofort betont, dass es sich keineswegs nur um ± ausgeprägte Uferpflanzen handelt, für die ja eine »Schärenpflanzenverbreitung» als Folge der starken absoluten Zunahme der Uferstandorte innerhalb der Kleininselarchipele eine entsprechende Steigerung der Frequenz erwartet werden könnte. Es sei ausserdem hier bemerkt, dass es auch Litoralarten gibt, die gar nicht in bezug auf ihre Verbreitung »Schärenpflanzen» sind sondern besonders die äusseren Schären vermeiden. Das Wichtige und Bemerkenswerte liegt gerade darin, dass die »Schärenpflanzen» eine Gruppe bilden, wo sowohl Uferarten als Arten der supramarinen Standorte vertreten sind. Und ferner finden wir, dass unter den betreffenden Arten solche zu erwähnen sind, die bei uns »südlich», d. h. die wärmebedürftig und ± kontinental oder auch ± ozeanisch betont sind, wie auch solche, die als ± »nördlich» gelten müssen. Aber alle diese verschiedenartigen Elemente konstituieren eine natürliche Verbreitungsgruppe, deren zusammenhaltende Ursache ohne Zweifel in einer biologischen Wirkung der Schärenfaktoren liegen dürfte.

Als Material und Basis der Besprechung reihe ich hier eine Anzahl von Verbreitungskarten ein, die einige der beweiskräftigsten und typischesten Vertreter der »Schärenpflanzen» zeigen. Ausser den

\ Untersuchungsfrequenz \ Carex Pairaei

BERICHTIGUNG. Die Ribes-Karte hinsichtlich Süd- und Mittel-Brändö auf Grund einer Verwechslung fehlerhaft: die zahlreichen dortigen Fundorte sind nicht eingetragen worden.

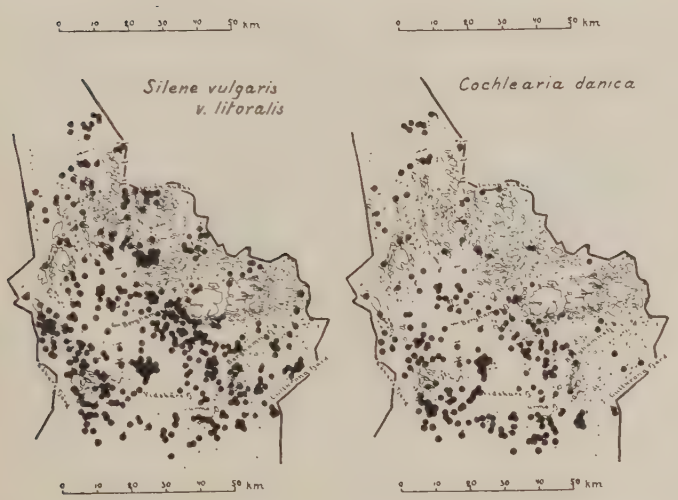


Fig. 1. Die Areale einiger »Schärenpflanzen» im Untersuchungsgebiet. Von den meisten der auf der Untersuchungsfrequenzkarte zu findenden Punkte liegen ± vollständige Artenlisten vor.

Fig. 2. Die Areale einiger »Schärenpflanzen» im Untersuchungsgebiet.

Fig. 3. Die Areale einiger thermophilen »Schärenpflanzen» im Untersuchungsgebiet.

kartierten Arten (*Carex Pairaei, Silene vulgaris v. litoralis, Cochlearia danica, Draba incana, Ribes nigrum, Agrimonia eupatoria, Rosa cinnamomea, Geranium sanguineum, Hypericum hirsutum, Cynanchum vincetoxicum, Origanum vulgare*) sind insbesondere noch die folgenden als typisch zu erwähnen:

Arrhenatherum elatius	*Cardamine hirsuta*	*Veronica longifolia*
Allium schoenoprasum	*Hypericum perforatum*	*Tanacetum vulgare*
Betula pubescens (coll.)	*Cornus suecica*	*Artemisia campestris*
Melandrium dioecum	*Vaccinium uliginosum*	*Taraxacum microlobum*
Silene viscosa	*Scutellaria hastifolia*	

Wir wollen noch hinzufügen, dass auch unter den Moosen und Flechten »Schärenpflanzen» auftreten, obwohl sie weniger beweiskräftig sind, u. a. weil sie leichter der Aufmerksamkeit entgehen als die oben erwähnten Gefässpflanzen, die alle (vielleicht mit Ausnahme der *Puccinellia* und *Cochlearia*, die nicht selten recht versteckt in Felsenritzen und -schlüchtchen auftreten; auch *Taraxacum microlobum* könnte möglicherweise zu dieser Kategorie geführt werden) augenfällig sind. Indessen habe ich während der letzten Jahre ein derart grosses Material bezüglich der Verbreitung mehrerer augenfälliger Moose und Flechten zusammengebracht, dass ihre wahre Verteilungstendenz ± deutlich hervortreten dürfte. Wir werden weiter unten über die Kryptogamen einige Worte sagen.

BESPRECHUNG.

Wenn wir die Verbreitungskarten durchmustern, finden wir sofort, dass die Kartenbilder fast identisch sind. Die einzigen Unterschiede stecken in einer verschiedenen Frequenz der verschiedenen Arten. Vergleichen wir z. B. die Karten über *Agrimonia* und *Cynanchum* so finden wir, dass jene Art seltener als diese ist, dass aber in den beiden Fällen die Fundpunkte überall innerhalb des Spezialgebietes in einer bestimmten Proportion zu einander stehen. Relativ genommen ist die Punktverteilung bis in Kleinigkeiten genau dieselbe. Die beiden soeben angeführten Arten stimmen mit den übrigen Schären-

pflanzen u. a. darin überein, dass sie im Gebiet der grossen Inseln Korpo und Nagu sowie der Inselgruppe um Lill-Nagu herum fast vermisst werden. Die wenigen Lokalitäten innerhalb dieses Niedrigfrequenzbezirkes sind auf ganz kleinen Inselchen oder Landzungen (ehemaligen Inselchen) gelegen und sind ferner in bezug auf die Reichlichkeit der Bestände viel unbedeutender als innerhalb des Hauptverbreitungsgebietes. Für *Agrimonia* kenne ich einen Fund aus Lill-Nagu, der jedoch verdächtig ist: einige wenige Individuen dicht an einem Wege im Dorf Dalkarby, wo die Pflanze möglicherweise synanthrop ist, obwohl sie im allgemeinen nichts mit der menschlichen Kultur zu tun hat. Auf der Hauptinsel Korpo kommt die Art als vereinzelte Individuen an zwei benachbarten Stellen westlich des Seeleins Kopois-träsk vor und ist wohl einigermassen als Relikt aufzufassen, denn die Abhänge, wo die Art wächst, sind die ehemaligen Ufer einer Meeresenge, die noch in recht später Zeit hier vorhanden war (Niveauunterschied zwischen den Wasserspiegeln des Seeleins und des Meeres nur 60—70 cm). Solche Vorkommnisse sind als reine Ausnahmeerscheinungen gerade zum Hervorheben des Schärenpflanzencharakters gut geeignet.

Interessant ist, dass *Carex Pairaei* eine deutliche »Schärenpflanze» ist, während die naheverwandte *C. contigua* unabhängig von der Inselgrösse auftritt.

Sehr symptomatisch ist die Verbreitung der *Cochlearia*. Während die Art ganz gemein besonders in den südlichen Aussenschären auftritt, sinkt ihre Frequenz schroff im Bereiche der grösseren Inseln. Aber aus der Karte geht hervor, dass die Art hin und wieder auch hier angetroffen worden ist. Alle diese Vorkommnisse bieten ein grosses Interesse dar, indem sie im Kleinen die Aussenschärenzüge wiederholen oder in anderen Hinsichten anormal sind. Der nordöstlichste Fundplatz ist auf der östlichen Kleininsel der Äggskären in der offenen Ominais-Fjärde gelegen, und hier wächst die Art an der Basis eines als Vogelsitzplatz dienenden Felsblockes auf dem höchsten Punkte des Schärleins. Mitten in Kyrkfjärden nördlich Korpo kommt *Cochlearia* auf dem isolierten winzigen Geröll- und Felsenschärlein Svartbådan (= Rönngrund) vor. Auf Åvensor und Kälklot, sowie auf den Svartörarna südlich Äpplö in Houtskär auf Kalkfelsen, somit an

einem der Art recht fremden Standort. Am Meeressaum an der Südgrenze des Bottnischen Meerbusens, wo die Naturverhältnisse denjenigen des südlichen Schärensaumes an der offenen Ostsee sehr ähnlich sind, tritt *Cochlearia* bemerkenswert spärlich und oft kleinwüchsig auf, ein Umstand der auf Klimawirkungen deutet, zumal die Art hier ganz in der Nähe ihrer Nordgrenze im Ostseegebiet ist.

In bezug auf die unkartierten Arten möchte ich folgende Bemerkungen machen. Für einige von ihnen sind schon früher Karten, die sich auf SW-Finnland beziehen, errichtet worden, die in der Literatur zu finden sind. *Arrhenatherum* ist als »Schärenpflanze» bei Eklund (1931 S. 36, Karte 5) in bezug auf das Spezialgebiet Korpo-Houtskär kartiert. Palmgren (1927, Karte 26) hat für die betreffende Art eine Karte über Åland errichtet, die indessen vor allem für Brändö durchaus irreführend ist, indem die Art daselbst (wie auch im Text l. c. S. 63) als »auffällig spärlich» angeführt wird. Meine späteren Untersuchungen haben gezeigt, dass *Arrhenatherum* in Brändö sogar bemerkenswert häufig ist (die Art kommt noch auf Stor-Klyndan im äussersten Norden massenhaft vor.) — *Allium schoenoprasum* wird bei Eklund (1931 S. 34, Karte 1) als »Ubiquist mit extrataeniatem Charakter» kartiert. Ich möchte nunmehr die Art in die Gruppe der echten »Schärenpflanzen» stellen und zwar aus folgenden Gründen: Die Art macht leicht den Eindruck einer ubiquistischen Pflanze, weil sie über alle Massen häufig in den Schären auftritt, ferner in den Ufergegenden der grossen Inseln fast regelmässig auftritt und sogar hin und wieder auch in den inneren Teilen der grossen Eilande angetroffen wird. Aber wenn man aufmerksam die quantitativen Verhältnisse im Auftreten der Art im äusseren und inneren Schärenarchipel sowie auf den grossen Inseln vergleichend untersucht, so findet man eine ganz gewaltige Zunahme zugunsten der Aussenschären und dass dieselbe Proportion in der Verteilung der Fundpunkte wie für die übrigen echten »Schärenpflanzen» (z. B. *Agrimonia eupatoria*) beibehalten wird. In bezug auf die landeinwärts gelegenen Lokalitäten auf den grossen Inseln sei bemerkt, das sie öfters an den ehemaligen Ufern nunmehr verschwundener Meeresengen oder -busen angetroffen werden und somit einen »rezent-reliktischen» Charakter aufweisen. Einige von diesen Funden sind auf kalkbeeinflusste Plätze

lokalisiert. Schliesslich sei hervorgehoben, dass in den Grossinselarchipelen, vor allem im östlichen Nagu, *Allium schoenoprasum* in einer charakteristischen Weise auftritt: die Art bevorzugt die höheren Niveaus der Felsen (z. B. bei Vikom, um einen typischen Fall zu erwähnen). Dass dieses »Hinaufklettern» der Art innerhalb ihres Niedrigfrequenzgebietes auf mikroklimatischen Ursachen beruht, scheint sicher, zumal die Pflanze in den äusseren Schären auch in den niedrigsten Niveaus reichlich und üppig gedeiht.

Diejenige Birkenform, die in den Schären sehr häufig und in den äusseren Archipelen alleinherrschend ist, habe ich *Betula pubescens* coll. genannt, obgleich mit diesem Namen mehrere hybridogene Formen belegt worden sind (vgl. u. a. GUNNARSSON 1936). Immerhin kann man leicht innerhalb des Spezialgebietes zwei Haupttypen unterscheiden, die ich als *B. pubescens* und *B. verrucosa* im früheren Sinne bezeichne. Jener Typus ist auf den grossen Inseln an moorige Standorte gebunden und seltener als *B. verrucosa*, die wieder in den äusseren Schären fast ganz und gar vermisst wird. Karten über die beiden Birkentypen bei EKLUND (1931, S. 33, Karte 1 u. 2). Die Verbreitung der Birken ist jedoch kaum beweiskräftig, denn es besteht ja in bezug auf *B. pubescens* die Möglichkeit, dass die »Schärenbirke» etwas anders als die »Grossinselbirke» ist.

Als »Schärenpflanzen» sind bei EKLUND (1931 S. 36) *Geranium sanguineum* und *Veronica longifolia* für Korpo—Houtskär kartiert. Spätere Untersuchungen haben ihren Schärenpflanzencharakter vollauf bestätigt. *Hypericum hirsutum* haben PALMGREN (1927, Karte 44) und EKLUND (1931 S. 128, Fig. 36) kartiert; die beiden Karten sind aber nunmehr sehr irreführend, seitdem ich durch spätere Untersuchungen rund 90 neue Fundorte in den ostländischen Archipelen festgestellt habe. Auch die neuen Karten bei EKLUND (1935 S. 100 u. 104) sind zu ergänzen; jedoch wird der Verbreitungstypus der letzterwähnten Karten durch die neuen Funde u. a. in NW-Iniö gar nicht verändert. *Hypericum hirsutum* erweist sich als eine ausgeprägte »Schärenpflanze», ganz wie die sehr viel häufigere *Cardamine hirsuta* (Karte bei EKLUND 1931 S. 129), die eines der schönsten Beispiele einer Schärenpflanzenverbreitung repräsentiert. In bezug auf *Silene viscosa* siehe PALMGREN (1927, Karte 37; die Karte

muss jedoch besonders in bezug auf Kökar komplettiert werden), auf *Scutellaria hastifolia* und *Artemisia campestris* PALMGREN 1927 die Karten 47 bzw. 22 und EKLUND 1931. Die *Scutellaria*-Karten sind durch spätere Untersuchungen (besonders in bezug auf S-Föglö) stark ergänzungsbedürftig. Die Schärenpflanzenverbreitung der betreffenden Arten ist indessen unverändert geblieben.

Betreffs der unkartierten Arten ist folgendes zu sagen. *Melandrium dioecum*, *Hypericum perforatum* und *Tanacetum vulgare* sind sehr häufige und typische Schärenpflanzen. Wahrscheinlich weil die erstgenannte Art dioezisch ist, kommen hin und wieder (z. B. in S-Sottunga) kleinere Unregelmässigkeiten in der Verbreitung vor. *Taraxacum microlobum* ist wohl am ehesten als eine neutro- und thermophile Art zu betrachten.

Welches können wohl die Ursachen dazu sein, dass so viele Arten eine durchaus übereinstimmende Verbreitung aufweisen?

Als mögliche Hauptfaktoren der Artenverbreitung finden wir: 1) die Bodenbeschaffenheit, 2) das Klima, 3) die Einwanderungsgeschichtlichen Umstände, 4) den Menschen. Wir wollen diese Möglichkeiten nachprüfen.

Zuerst können wir die einwanderungsgeschichtlichen Umstände eliminieren. Denn es ist fast undenkbar, dass eine ± zufallgeprägte Diasporenausbreitung für mehrere Arten in mehrere Verbreitungsareale resultieren könnte, die derart übereinstimmend sind, wie diejenigen der Schärenpflanzen.

Dann ist der Mensch als Bedinger der Areale der Schärenpflanzen ohne weiteres gänzlich auszuschliessen.

Können wir vielleicht in der Bodenbeschaffenheit den Erklärungsgrund zur Schärenpflanzenverbreitung finden?

Durch die Verwendung einer biologischen Methode (Moose als Indikatoren) habe ich eine durch mein Spezialgebiet verlaufende wichtige pflanzengeographische Grenze nachweisen können (EKLUND 1934 S. 287): die physiologische Ostgrenze der silurischen Moräne. Westwärts dieser Grenze zeigen die kalkholden Elemente der Flora eine zunehmende Frequenz. Untersuchen wir aber die Gruppierung der Fundorte der »Schärenpflanzen» in bezug auf die soeben erwähnte Grenze, so finden wir, dass die Verteilung der Kartenpunkte völ-

lig unabhängig vom Verlauf der betreffenden Grenze ist. Und beachten wir die Verbreitung der »Schärenpflanzen» weiter westwärts, so geht die sehr wichtige Tatsache hervor, dass jene Pflanzen sich in den Schärengegenden um Fasta Åland herum (besonders im Hammarland—Geta-Archipel sowie in den Schären Jomala—Lemland) anhäufen und dieses Grossinselkomplex vermeiden. Wenn die erwähnten Pflanzen in den inneren Teilen Fasta Ålands auftreten, so folgen sie den langen Busen und ehemaligen Meeresengen und verraten somit ihren Schärenpflanzencharakter. Aus edaphischen Gesichtspunkten können die Artenareale der »Schärenpflanzen» somit unmöglich erklärt werden.

Uns ist nunmehr nur das Klima als artenverteilender Faktor übrig. Aber wir müssen uns stets erinnern, dass dieser »Klimafaktor» eine ganze Gruppe verschiedener Teilfaktoren darstellt und dass von diesen bald der eine, bald der andere für die verschiedenen Pflanzen eine Hauptrolle spielen dürfte. So muss beispielsweise angenommen werden, dass für »nördliche» Elemente eine Seite des Klimas wirksam ist, für »südliche» Arten wiederum eine andere. In Schärengegenden müssen somit diese beiden Aspekte des Mikroklimas zusammen auftreten, aber es ist selbstverständlich äusserst schwer, vielleicht unmöglich, eine Analyse so weit treiben zu können, dass die verschiedenen Arten mit den entsprechenden Klimaverschiedenheiten in biokausalen Zusammenhang gebracht werden könnten. Wenn man dazu in Betracht zieht, dass die edaphischen Faktoren, vor allem der Kalkgehalt (bzw. die Azidität) des Wuchsbodens sowie dessen trophische Verhältnisse, in beträchtlichem Masse klimakompensatorische Wirkungen ausüben, verwickelt sich das Problem anscheinend ins Hoffnungslose. Ich glaube auch, dass es unmöglich sein wird durch die gebräuchlichen instrumentellen Mittel einen Zusammenhang zwischen der Artenverteilung und den mikroklimatischen Faktoren überzeugend nachzuweisen. Denn selbst auf einer einzigen kleinen Insel tritt ein sehr buntes Mosaik verschiedener Mikroklimate auf und dieses Mosaik wechselt von Fall zu Fall auf den Tausenden von Landeinheiten des Schärenmeeres, wo verschiedene Inselgrösse, -lage, -exposition, -höhe usw. von grosser mikroklimatischer Wirkung sind. Ich glaube aber, dass die lebendige Natur selbst einen Weg eröffnet,

denn die Organismen sind in letzter Hand die empfindlichsten Instrumente, wenn man unter ihnen die geeignetsten auswählt, in genügender Menge ausnutzt und richtig abliest. Die Organismen sind in einer sehr wichtigen Hinsicht den toten Instrumenten überlegen: *sie besitzen die Fähigkeit im Laufe der Zeit aktiv die ihnen günstigste Umwelt auszuwählen* und sind ferner in so gewaltigen Mengen vorhanden, dass ihre selbstgewählte Verteilung den äusseren Faktoren gemäss als bedeutungsvolle Ausschläge in der einen oder anderen Richtung gedeutet werden kann. Wenn beispielsweise die im Untersuchungsgebiet überaus häufigen *Allium schoenoprasum* oder *Cardamine hirsuta* die grossen Inseln vermeiden, so kann dieser Umstand nicht als die Folgen einer Ausbreitungsunfähigkeit erklärt werden. Denn diese grossen Inseln sind ringsum von Kleinschären umgeben, wo die »Schärenpflanzen» (die ausserdem ausbreitungsbiologisch zu verschiedenen Typen gehören) ± reichlich vorkommen und sogar die ufernahen Standorte der grossen Inseln besiedelt haben. Eine wichtige Tatsache ist noch die Erscheinung, dass die Ausnahmevorkommnisse der »Schärenpflanzen» auf den grossen Inseln fast stets durch Spärlichkeit und oft weniger üppige Wuchsweise charakterisiert sind, was ja darauf deutet, dass ihr Gedeihen gehemmt ist.

Nur eine grosse Untersuchungsdichte hat die »Feinstruktur» der floristischen Areale gezeigt. Der »Schärenpflanzentypus» ist eine tatsächliche und distinkte Naturerscheinung. Wir haben früher gefunden, dass die Erklärung weder in edaphischen, ausbreitungsbiologischen noch in anthropogenen Faktorenkomplexen gesucht werden kann, sondern in mikroklimatischen. Aber wir betonten auch, dass der Klimafaktor von einer Mehrzahl verschiedenartiger Einzelfaktoren zusammengesetzt ist. Können wir wohl einen oder mehrere solche Einzelfaktoren herausfinden und als Hauptbedingung der Schärenpflanzenverteilung feststellen? Gibt es unter den »Schärenpflanzen» eine Gruppe, die auf einen bestimmten Klimafaktor hinweist?

Ich glaube eine solche Gruppe gefunden zu haben: die thermophile Gruppe der bei uns südlichen Arten, die vor allem von *Arrhenatherum elatius, Cardamine hirsuta, Agrimonia eupatoria, Geranium sanguineum, Hypericum hirsutum, Cynanchum vincetoxicum, Scutellaria hastifolia, Origanum vulgare* vertreten sind. Zu dieser Gruppe könnten wir

noch eine ganze Reihe Arten hinzufügen, die ± selten sind oder in anderen Hinsichten nicht ebenso eindeutig zu sein scheinen, wie die soeben genannten. Ich erwähne nur z. B. *Rumex auriculatus, Draba muralis, Geranium lucidum, Rhamnus cathartica, Myosotis collina, Melampyrum cristatum* usw.

Der ausschlaggebende Faktor für die thermophilen »Schärenpflanzen» *dürfte die frostfreie Vegetationsperiode im Herbst sein.* In dieser Hinsicht sind die kleinen Inseln den grossen weit überlegen. Jene sind dem temperierenden Einfluss des umgebenden Meeres am stärksten ausgesetzt und zwar besonders im Herbst, wo die kräftige Nordwärtsströmung des von Süden kommenden, warmen Ostseewassers sich geltend macht. Die Bedeutung der Verlängerung der frostfreien Periode im Herbst kann für verschiedene Arten verschieden sein (Ausreifen der Diasporen, Keimung, Verstärkungserscheinungen der Keime usw.), dürfte aber für ihre Vermehrungsbiologie eine wesentliche Rolle spielen, was ja für die Erhaltung eines Pflanzenbestandes auf die Dauer massgebend sein dürfte. Diesem Gedankengang gemäss wäre das Fehlen der »Schärenpflanzen» im Inneren der grossen Inseln oder innerhalb dicht zusammengedrängter Inselkomplexe, wo die engen Rückbleibsel des Meeres in Gestalt schmaler Meeresstrassen und -busen in klimatischer Hinsicht wirkungsloser geworden sind, *eine Ausmerzungserscheinung progressiver Natur.* Denn die säkulare Landhebung bewirkt ja selbstverständlich das Zusammenwachsen kleinerer Schären zu grösseren Landeinheiten und beraubt somit sukzessiv den wahren »Schärenpflanzen» immer mehr die wichtigste Bedingung für ihre Erhaltung: die verlängerte herbstliche Frostfreiheit. Die »Schärenpflanzen» sind m. a. W. in einer langsamen, stetigen Fluchtwanderung begriffen, sie verlassen ihre alten, ehemahligen Schärenwuchsplätze, je mehr diese sich in »mikrokontinentale» Klimaräume verwandeln, und suchen neue Siedlungsplätze auf den neuen, maritim beeinflussten Böden, die aus dem Meere steigen. Die reliktenartigen Vorkommnisse an früheren Meeresengen sind eine wichtige Stütze für diese Auffassung, zumal sie ferner nicht selten an Standorten angetroffen werden, deren Beschaffenheit einigermassen gegen übermächtige Konkurrenz schützt. Es ist nämlich wahrscheinlich nicht eine mikro-

klimatische Klimaverschlechterung allein, welche die »Schärenpflanzen» verjagt. Zweifelsohne wirken sekundäre Faktoren, wie z. B. gerade die veränderten Konkurrenzverhältnisse beschleunigend auf ihre Emigration ein. Aber das Schlechterwerden des thermischen Mikroklimas dürfte dennoch die wichtigste Primärursache der Grossinselflucht der »Schärenpflanzen» sein.

Die obige Auseinandersetzung möge als wahrscheinlich betrachtet werden. Aber wenigstens *ein* greifbarer Beweis wäre wünschenswert, um einen tatsächlichen Unterschied des Mikroklimas der grossen und der kleinen Inseln festzustellen. *Wir haben einen biologischen Beweis: die Kartoffel!*

Wie bekannt sind die Blätter der Kartoffel sehr frostempfindlich. Ferner ist die Kartoffel eine allgemein gebaute Kulturpflanze, die überall im Schärenmeergebiet, wo nur Menschen wohnen, kultiviert wird. Schliesslich haben wir es bei der Kartoffel mit einer Pflanze zu tun, die jedem so wohlbekannt ist, dass keine Irrtümlichkeiten in bezug auf ihre Identität entstehen können, was mit zahlreichen anderen Pflanzenobjekten der Fall sein kann. Schliesslich ist die Veränderung eines Kartoffellandes durch den ersten Frost so augenfällig, dass sie der Aufmerksamkeit nicht entgehen kann. Somit besitzen wir in der Kartoffel einen Indikator, über den wir zuverlässige Angaben von den Einwohnern erhalten können. Teils durch persönliche Erfahrungen, teils laut Mitteilungen zahlreicher Einwohner habe ich feststellen können, dass die Kartoffelländer im Inneren der grösseren Inseln ± regelmässig von Frost beschädigt werden, während die ufernächsten Äcker öfters ± vollständig verschont bleiben. Auf den kleinen Inseln ist das Frieren eine sehr seltene Ausnahmeerscheinung, in einigen Fällen konnten die Einwohner sich überhaupt nicht erinnern, dass die Kartoffelblätter je vor der Ernte durch Frost angegriffen worden wären. Das Gesagte bedeutet, *dass diejenigen Gegenden, wo die Kartoffelblätter nicht frieren, bevor die Ernte stattfindet, genau mit den Arealen der »Schärenpflanzen» zusammenfallen, und umgekehrt, dass diejenigen Gegenden, wo regelmässig frühzeitige Frostbeschädigung eintritt, durch das ebenso regelmässige und fast völlige Fehlen der ganzen Schärenpflanzengruppe charakterisiert werden.* Die Kartoffel stellt somit einen sehr empfind-

lichen biologischen Indikator dar, mit dessen Hilfe in einfacher Weise die Wirkungsareale eines mikroklimatischen Faktors genauer und sicherer als durch irgendwelche üblichen instrumentellen Methoden ermittelt werden können. Zwar gibt es auch andere frostempfindliche Pflanzen, vor allem *Eupteris aquilina*, aber diese Art ist sehr unregelmässig verbreitet (in den Schären selten bis ganz fehlend) und ist den Einwohnern nur als ein »Farnkraut» grob kollektiv bekannt, wodurch die Fragemethode versagt. Ich bin jedoch davon überzeugt, dass eine zeitbetonte Statistik in bezug auf die *Eupteris*-Frostbeschädigung für die Schärenvorkommnisse einen ± beträchtlich späteren Zeitpunkt als für die Grossinselvorkommnisse ergeben würde.

Auch unter den Bryophyten und Thallophyten gibt es mehrere, die einen deutlichen Schärenpflanzencharakter haben. Ich erwähne hier nur beiläufig z. B. die Laubmoose *Ulota phyllantha*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Mnium hornum* (besonders wenn man die in den äusseren Schären stark zunehmende Frequenz, Reichlichkeit, Üppigkeit und Fertilität beachtet), *Orthotrichum rupestre*, *Antitrichia curtipendula* u. a. In bezug auf die Moose muss man jedoch sehr vorsichtig sein, ehe man für sie den thermischen Klimafaktor als Arealbedinger ersten Ranges anzugeben wagt. Von Flechten seien z. B. erwähnt *Parmelia scortea* und ferner *Anaptychia fusca*, *Ramalina scopulorum*, *R. angustissima*, *Squamaria cartilaginea* u. a., aber auch hier ist die grösste Vorsicht zu empfehlen. Denn für die Flechten können in noch höherem Grade als für die Moose andere Faktoren als der thermische mitspielen. In *Parmelia scortea* dürften wir jedoch, wie ich schon früher hervorgehoben habe (Eklund u. Forsius S. 29, Eklund 1935), einen thermischen Klimaindikator erblicken können, dessen Nordgrenzkurve das thermisch optimale Gebiet des Schärenmeeres SW-Finnlands angibt.

Ich werde künftig die Frage von den klimabedingten Artenarealen im weiteren Sinne wiederaufnehmen. In der obigen Darstellung ist nur ein Spezialproblem, dasjenige der thermophilen »Schärenpflanzen», in grossen Zügen behandelt worden. Zusammenfassend kann gesagt werden, *dass es mit Hilfe biologischer Indikatoren gelungen ist klimabedingte und zwar unerwartet scharf ausgeprägte Verbreitungsareale innerhalb eines als klimatisch sehr konform angenommenen und*

relativ sehr kleinen Gebietes nachzuweisen. Dieses Ergebnis kann einigermassen sogar praktisch verwertet werden; durch eine genaue Feststellung der Areale der wahren »Schärenpflanzen» werden zugleich die frostfreiesten Bezirke angegeben, was ja z. B. für den Gärtner von Bedeutung sein kann, wenn er edle und empfindliche Obstarten zu bauen wünscht.

LITERATUR.

BROTHERUS 1923: Die Laubmoose Fennoskandias. Helsingforsiae. — EKLUND 1931: Über die Ursachen der regionalen Verteilung der Schärenflora Südwest-Finnlands. Acta Bot. Fenn. *8.* — 1934: Eine pflanzengeographische Neueinteilung Südwest-Finnlands. Mem. Soc. F. Fl. Fenn. *10.* — 1935 a: Parmelia scortea fruchtend in Finnland gefunden. Ibid. *11.* — 1935 b: Hypericum hirsutum L., eine in lebhafter Ausbreitung begriffene Art. Ibid. *11.* — EKLUND u. FORSIUS 1934: Parmelia scortea Ach., eine ausgeprägte marine Vogelkuppenflechte in Finnland. Ibid. *10.* — GUNNARSSON 1935: Tillägg till »Monografi över Skandinaviens Betulae». 1. Några egendomliga huvudsakligen i Finland anträffade Betulaformer. Ibid. 11. — LINDMAN 1926: Svensk fanerogamflora. Stockholm. — MAGNUSSON 1929: Flora över Skandinaviens busk- och bladlavar. Stockholm. — PALMGREN 1927: Die Einwanderungswege der Flora nach den Ålandsinseln. I. Acta Bot. Fenn. *2.*

Eine pflanzengeographische Einteilung der Seen Ålands und die regionale Verteilung der verschiedenen Seentypen.

Von

Carl Cedercreutz.

In einer Arbeit vom Jahre 1934 gebe ich eine kurze allgemeine Schilderung über die höhere Vegetation und die Algenflora in den verschiedenen Seen Ålands. Aus dieser geht hervor, dass die åländischen Seen sich mit Vorteil auf die drei Haupttypen: den Potamogeton-See, den Lobelia-See und den Dy-See verteilen lassen, die Samuelsson 1925 auf Grund seiner Studien in Dalarne aufgestellt hat. Almquist findet dieselben Typen in Uppland wieder. Im vorigen Jahre erschien eine Studie über die Vogelfauna der Binnengewässer Ålands von P. Palmgren. In dieser werden drei Seentypen nach ornithologischen Gesichtspunkten aufgestellt. Sie decken sich zum Teil mit den auf botanischen Untersuchungen beruhenden Typen und bieten interessante Vergleichspunkte dar, wie wir im folgenden sehen werden.

Palmgrens Arbeit regte mich im vergangenen Sommer zu einem fortgesetzten Studium der Seen Ålands an. Besondere Aufmerksamkeit wurde dabei dem sehr kollektiven Typus der Potamogeton-Seen gewidmet. Es zeigte sich, dass dieser mit Vorteil in 3 Untertypen aufgeteilt werden kann, nämlich den Algengyttja-See, den Anabaena-See und den Braunmoor-See.

Der Algengyttja-See. Der Algengyttja-See wurde zuerst von Lundqvist (1927) aus Schweden beschrieben, wo er ihn u. a. in Uppland angetroffen hat. Später erwähnt Almquist (1929) ihn aus derselben Landschaft. Aus Lundqvist's Beschreibung und meinen Untersuchungen geht deutlich hervor, dass wir auf Åland denselben

Typus haben. Die Algengyttja-Seen sind ringsherum mit einem dichten Gürtel aus Schilfgewächsen (*Phragmites communis, Scirpus lacustris, Sc. Tabernaemontani, Typha latifolia* und *T. angustifolia*) umsäumt, der an den meistens sumpfigen Ufern landwärts allmählich in ein Braunmoor übergeht. Ausserhalb der Schilfzone im See finden wir nur eine ganz schwach entwickelte Vegetation aus Elodeiden und Nymphaeiden, oft nur einzelne kleine Gruppen von *Potamogeton natans*. Die Ursache der sehr spärlichen Wasservegetation steht in deutlichem Zusammenhang mit der unbedeutenden Wassertiefe, die meistens nur ca. 1 m beträgt. Im Spätsommer trocknen diese Seen fast vollständig aus, so dass der Gyttjaboden zum grossen Teil nackt da liegt. Kennzeichnend für diese Gewässer ist weiter die sehr schwache Planktonproduktion, was offenbar von der geringen Wassermenge bedingt wird. Dagegen ist die Algenvegetation am Seeboden reich entwickelt und bildet die für diesen Seentypus charakteristische Algengyttja. Das wichtigste Algenelement stellen hier die Cyanophyceen dar, unter ihnen finden sich aber Protococcaceen und Diatomaceen mehr oder weniger reichlich eingestreut, ausserdem einzelne Desmidiaceen. Die Artzusammensetzung ist in den verschiedenen Seen von diesem Typus sehr gleichartig. Ich führe hier sämtliche in den Gyttjaproben verzeichneten Algen an:

Pediastrum Boryanum
P. duplex
P. integrum
P. muticum
P. tetras
Tetraëdron minimum
Scenedesmus acuminatus
Sc. bijugatus
Sc. denticulatus
Sc. quadricauda
Coelastrum cambricum
C. microporum
C. proboscideum
Sorastrum americanum
Botryococcus Braunii
Closterium Dianae
Cl. parvulum
Pleurotaenium Ehrenbergii
Pl. truncatum
Cosmarium Boeckii
C. granatum
C. humile
C. impressulum
C. laeve
C. laeve v. septentrionale
C. punctulatum
C. quadratum
C. subtumidum
C. tetraophthalmum
Staurastrum alternans
St. crenulatum
St. cuspidatum
St. gracile
Aphanothece Castagnei

Bild 1. Västerby-träsk (N:o 12). Bei niedrigem Wasserstand. Der helle Streifen ausserhalb des Schilfgürtels ist entblösste Algengyttja. 5. 8. 36. Photo Verf.

A. microscopica
A. nidulans
A. saxicola
Microcystis elabens
M. flos aquae
M. pulverea
Aphanocapsa pulchra
Chroococcus limneticus
Chr. minutus
Chr. turgidus
Chroococcus sp.
Gomphosphaeria aponina
G. lacustris
Synechocystis sallensis
Nostoc sp.
Anabaena sp.
Oscillatoria amoena
O. princeps
O. sancta
O. tenuis
Phormidium tenue
Lyngbya aestuarii
L. limnetica

Fadenalgen kommen spärlich vor, ebenso Characeen. — Die Algengyttja-Seen sind ganz klein, nur einige Hektare umfassend. Ein typischer Algengyttja-See ist Västerby-träsk (Nr. 12, Bild 1).

Der Anabaena-See. Die reichste Entwicklung der Wasservegetation finden wir in den Anabaena-Seen. Die Schilfzone, die hier von denselben Arten gebildet wird wie in den Algengyttja-Seen, ist zwar weniger kräftig ausgebildet und schmäler als dort und wird oft an felsigen Stellen unterbrochen, aber die Elodeiden und Nymhaeiden nehmen grosse Flächen ein und haben viele Arten aufzuweisen. Wir bemerken dort mehrere *Potamogeton*-Arten, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Nuphar luteum* etc. (Näheres hierüber s. CEDERCREUTZ 1934, S. 9–11.) Die Anabaena-Seen haben zum grossen Teil lehmige Ufer, die dicht an Ackerböden grenzen. Stellenweise finden sich kleine Braunmoore mit einer reichen Helophytenvegetation, vor allem zahlreiche Seggen enthaltend. Eine wichtige Charakterart ist *Carex rostrata*, die recht weit draussen im Wasser tonangebend auftreten kann und die Schilfgewächse auf kürzeren Strecken ersetzt.

Draussen auf dem See finden wir ein reiches Phytoplankton, das im Spätsommer (August und September) seine Hochproduktion erreicht. Dann dominieren dort die sog. wasserblütebildenden Cyanophyceen: *Aphanizomenon flos aquae*, *Anabaena*-Arten, *Microcystis aeruginosa*, *M. flos aquae* und *Gloeotrichia echinulata*. Die starke Vegetationsfärbung steht in diesen Gewässern in einem deutlichen Zusammenhang mit der Eutrophie, kombiniert mit Argillotrophie (s. NAUMANN 1932). Das Wasser ist von Ton getrübt, und von den Ackerböden werden den Seen u. a. reichlich stickstoffhaltige Stoffe zugeführt, welche bekanntlich eine reiche Entwicklung der Cyanophyceen begünstigen. Längs der Ufer finden sich reichlich Fadenalgen, die teils an den höheren Pflanzen festsitzen, teils frei herumschwimmen und grosse Watten bilden, und der Boden ist hier mit ausgedehnten Characeenbeständen bedeckt. — Die Wassertiefe dieser Seen ist verhältnissmässig gross, durchschnittlich 5—6 m. Nur selten wurden Tiefen von 10 m oder etwas darüber gemessen. Die Anabaena-Seen gehören zu den grösseren Seen Ålands (s. die Karte).

Der Braunmoor-See. Die typischen Braunmoor-Seen sind durchgehend klein und ringsum von Braunmoor umgeben. Längs der moorigen Ufer finden wir reichlich Elodeiden und Nymphaeiden. Diese können in seichten Seen fast die ganze Wasserfläche einneh-

Bild 2. Finbacka-träsk, ein Braunmoor-See. 5. 8. 33. Photo G. Åberg.

men. An den Wasserpflanzen und zwischen ihnen finden sich Watten von Fadenalgen. Am Seeboden Characeen, doch recht spärlich. Das Phytoplankton ist ziemlich schwach entwickelt. Vorherrschend sind gewöhnlich die Peridineen, und unter ihnen sind die eurytrophen Formen *Ceratium hirundinella* und *Peridinium cinctum* sehr häufig vertreten. Eine reiche, länger andauernde Wasserblüte dürfte in diesen Seen kaum vorkommen. Die Braunmoorufer beherbergen eine sehr reiche Desmidiaceenflora (vgl. Cedercreutz 1934, S. 21). — Das Wasser der Braunmoor-Seen ist deutlich bräunlich (humusgefärbt). Die Tiefe beträgt an den meisten Stellen nur 2—3 m.

Der Chara-See. Als einen besonderen Seentypus, der sich aber sehr nahe an die Potamogeton-Seen anschliesst und als ein Untertypus derselben betrachtet werden kann, haben wir die Chara-Seen zu erwähnen, die Almquist aus Uppland beschreibt. Sie haben wie die Potamogeton-Seen eine kräftig entwickelte Schilfzone und ausserhalb dieser eine recht reiche Vegetation submerser Wasserpflanzen. Die phanerogame Vegetation wird aber hier zum Teil von Pflanzen

gebildet, die an den Meeresufern vorkommen, nämlich *Scirpus maritimus*, die dort tonangebend auftritt, sowie *Zannichellia repens* und *Najas marina*. Am Boden dieser Seen treten die *Chara*-Arten in besonders grossen Mengen auf, u. a. *Chara tomentosa*. Die Planktonproduktion ist deutlich schwächer als in den Anabaena-Seen. Hauptarten sind hier *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium Naegelianum*, *Ceratium hirundinella*, *Scenedesmus quadricauda* und *Pediastrum Boryanum*. Typische Chara-Seen sind Skabbö Holmträsk und Kungsö Katthavet, die in meiner erwähnten Arbeit eingehend beschrieben werden (Cedercreutz 1934; über Katthavet s. auch Cedercreutz 1935, S. 191), ferner der See Örfjärden. In den Holmträsk dringt aber durch den Ausfluss Meereswasser ein. Dieser See ist also noch nicht völlig vom Meere getrennt. Dasselbe gilt für Kungsö-fjärden, Nåtö Hemviken und Tranvikträsk, die auf der beigefügten Karte ebenfalls als Chara-Seen bezeichnet sind (Nr. 71, 118 und 110). Diese Seen sind also z. Z. noch im Werden begriffen. In Katthavet dringt kein Meereswasser mehr ein, der See liegt aber noch fast in Meereshöhe. Ganz jung ist auch Örfjärden (3). Ein etwas älterer, aber am nächsten zu diesem Typus gehörender See ist Bjärströmsträsk (21). Die hier erwähnten Chara-Seen sind sämtlich seicht. Ihre mittlere Tiefe dürfte kaum ein paar Meter übersteigen.

Die Weissmoor- (Dy-) und *Lobelia-Seen* brauchen hier nicht näher charakterisiert zu werden, da ich sie schon früher (1934) recht eingehend behandelt habe. Es scheint mir kaum zweckmässig, sie in Untertypen aufzuteilen. Ganz ausgeprägte Lobelia-Seen sind auf Åland sehr selten. Als solche möchte ich nur Kvarnsjö (88), der eingehend von mir beschrieben worden ist (Cedercreutz 1934, S. 43), und Sågkvarnträsk (50 a) sowie Hamnsund-träsk (76) betrachten. Alle drei haben felsige und sandige Ufer und keine nennenswerten Moorbildungen. Die Schilfvegetation ist sehr schwach entwickelt wie auch die Vegetation der Elodeiden und Nymphaeiden. Dasselbe gilt auch von den Algen. Am nächsten wohl zu diesem Seentypus muss jedoch auch Långsjö (84), der grösste See Saltviks, etwa 150 ha, gerechnet werden. Er hat stellenweise moorige Uferstrecken, aber die steinigen Ufer herrschen entschieden vor. Wir finden dort weit ausgedehnte dichte Bestände von *Litorella uniflora* am Seeboden,

und vielerorts tritt auch *Lobelia dortmanna* in grossen Mengen auf. Die Schilfvegetation ist recht schwach entwickelt, ebenso die Algenvegetation. Ausserdem möchte ich noch 5 Seen zu den Lobelia-Seen rechnen. Diese zeigen jedoch deutlich dystrophe und zum Teil auch eutrophe Charakterzüge. Die ausgeprägten Weissmoor-Seen, die ringsherum von Sphagnum-Sümpfen (Weissmooren) umgeben sind, sind alle sehr klein, höchstens einige Hektare, die kleinsten nicht einmal 1 ha (Moortümpel). Selbstverständlich gibt es zahlreiche Übergänge zwischen den echten polyhumosen Weissmoor-Seen und den Lobelia-Seen. Mehrere der auf der Karte als Weissmoor-Seen bezeichneten Gewässer, wie z. B. Nr. 50 und 51, haben teils moorige und teils felsige Ufer. Deutliche Übergangstypen zwischen den Potamogeton-Seen einerseits und den Weissmoor-Seen und Lobelia-Seen anderseits habe ich auf der Karte angegeben.

Vergleichen wir nun meine nach pflanzengeographischen Gesichtspunkten aufgestellten Seentypen mit P. Palmgrens ornithologischen Typen, so finden wir im grossen und ganzen eine schöne Übereinstimmung. Zu beachten ist, dass für das Brüten der meisten Wasservögel eine kräftige Entwicklung der Schilfgewächse von grosser Bedeutung ist und dass für den Nahrungsbezug die Wassertiefe eine entscheidende Rolle spielt. Der Chemismus des Wassers und ebenso die Stärke der Planktonproduktion dürften wenigstens keine nennenswerte Bedeutung für das Vogelleben in den Seen haben (s. Palmgren, S. 43—48). Meine Potamogeton-Seen (inklusive Chara-Seen) entsprechen Palmgren's Nyroca- und Podiceps-Seen (die Namen nach den dominierenden Vogelarten *Nyroca fuligula* und *Podiceps cristatus*) oder näher bestimmt umfassen die Nyroca-Seen die Chara-, Algengyttja- und Braunmoor-Seen und die Podiceps-Seen die Anabaena-Seen. Zu den Nyroca-Seen sind also alle diejenigen der pflanzengeographischen Typen gestellt worden, die sich durch eine sehr kräftig entwickelte Schilfvegetation und ausserdem eine geringe Wassertiefe auszeichnen. Die Lobelia- und Weissmoor-Seen bilden Palmgren's Colymbus-Typus (nach *Colymbus arcticus;* n. s. Palmgren). Zwei Ausnahmen verdienen hier eine besondere Besprechung, nämlich die Seen Norsträsk (61) und Mösjö (93). Diese Seen zeichnen sich durch eine ungewöhnlich starke, lange andauernde Wasser-

Bild 3. Kvarnsjö, ein Lobelia-See. 2. 8. 33. Photo G. Åberg.

blüte aus und haben auch mehrere anspruchsvolle Phanerogamen aufzuweisen. Sie müssen deshalb ohne Zweifel zu den Anabaena-Seen geführt werden. Der Schilfgürtel ist aber an den meisten Stellen sehr schwach entwickelt und wird dank der steinigen und felsigen Ufer auf weiten Strecken unterbrochen. Hierdurch wird die Vogelarmut dieser Seen erklärlich (s. PALMGREN, S. 32); sie werden zu den Colymbus-Seen gezählt. Norsträsk ist am S-Ende von fruchtbaren Böden umgeben und wird dort dank der am Ufer liegenden Ansiedlungen eutrophiert, was zunächst auf die Planktonproduktion einwirkt.

Einige Worte über die Stellung der jetzt beschriebenen pflanzengeographischen Seentypen Ålands zu NAUMANN-THIENEMANN's limnologischen Typen dürften hier noch am Platze sein. Wir beginnen mit den Potamogeton-Seen. Von diesen sind die Anabaena-Seen mit ihrer starken Planktonproduktion ausgesprochen eutroph. Die Braunmoor-Seen müssen als eutrophe Seen mit deutlichen dystrophen Charakterzügen betrachtet werden (mixotroph nach JÄRNEFELT;

Bild 4. Bråkträsk, ein Weissmoor-See. 9. 8. 33. Photo G. Åberg.

vgl. NAUMANN, S. 92 und 94). Die Algengyttja-Seen stellen wahrscheinlich einen Übergangstypus zwischen dem alkalitrophen und dem eutrophen See dar. Rein alkalitrophe Seen dürften auf Åland nicht vorkommen. Die typischen Lobelia-Seen Ålands sind deutlich oligotroph. Die ausgeprägten Weissmoor-Seen schliesslich sind dystrophe Seen.

Wir kommen jetzt zur Frage nach der regionalen Verteilung der verschiedenen Seentypen auf Åland. Aus der Karte geht deutlich hervor, dass die Lobelia- und Weissmoor-Seen fast ausschliesslich im nördlichsten und nordöstlichsten Teil der Hauptinsel liegen, die die höchsten Teile der Landschaft umfassen und von sterilen Nadelwäldern eingenommen werden. Die am höchsten liegenden Seen liegen etwa 40 m ü. d. M., einige jedoch fast in Meereshöhe. Die verschiedenen Typen der Potamogeton-Seen werden ganz überwiegend in den südlicheren, niedrigeren Teilen der Landschaft angetroffen und zwar durchgehend unterhalb 10 m, aber meistens in ganz niedri-

gem Niveau (vgl. PALMGREN, Karte 9 und 10). Sie liegen innerhalb der fruchtbaren Laubwaldgebiete Ålands mit kalkhaltigem Boden, sind aber gegenwärtig zum grossen Teil von Kulturland umgeben (s. CEDERCREUTZ 1934, S. 11).

Zuletzt will ich hier noch in aller Kürze die Frage von der Entwicklung der verschiedenen Seentypen besprechen. Ich hoffe in der Zukunft Gelegenheit zu finden, diese Frage eingehender zu behandeln. Wir müssen uns jetzt zunächst erinnern, dass alle åländischen Seen sich bei der Landhebung, die noch immer vor sich geht, durch Abschnürung aus Meeresbuchten gebildet haben. Aus meinen Beobachtungen geht deutlich hervor, dass mehrere der jetzigen Weissmoor-Seen sich aus Braunmoor-Seen entwickelt haben. Deutliche Zwischentypen sind nämlich vorhanden, z. B. Dånöträsk und Åsgårda-Tjänan. Dafür sprechen auch die paläontologischen Befunde, die BACKMAN (1934) in åländischen Mooren erhoben hat. Es ist aber auch ganz offenbar, dass ein Teil der Weissmoor-Seen sich aus Lobelia-Seen entwickelt hat. Es gibt nämlich an der nördlichen Küste bei Geta einige ganz kleine Weissmoor-Seen in einer sterilen, felsigen Umgebung, die nur ca. 1 m ü. d. M. liegen. Diese Seen stellten offenbar nach der Abschnürung vom Meere oligotrophe Seen dar, die sich innerhalb kurzer Zeit in dystrophe Seen verwandelten. Ein paar Lobelia-Seen, fast in Meereshöhe, finden sich auch in derselben Gegend. Man findet aber an diesen schon stellenweise beginnende Moorbildung. Die Anabaena-Seen haben sich deutlich bei der Abschnürung von Meeresbuchten mit teils steil abfallenden felsigen, teils niedrigen fruchtbaren Ufern gebildet. Dagegen haben seichte Buchten, die ringsherum von niedrigen und sumpfigen Ufern mit fruchtbarem Boden umgeben sind, sich in Chara- und Algengyttja-Seen verwandelt. Das älteste Entwicklungsstadium der Potamogeton-Seen repräsentieren die Braunmoor-Seen. Die Chara-Seen können leicht in Braunmoor-Seen übergehen, aber bei den Anabaena-Seen mit ihren steilen Ufern geht dies natürlich recht langsam vor sich. Seichte Buchten können aber von diesen Seen abgeschnürt werden und kleine Braunmoor-Seen bilden. Die sehr seichten eutrophen Seen, zunächst die Algengyttja-Seen, dürften durch Verlandung in Braunmoore übergehen.

LITERATURVERZEICHNIS.

ALMQUIST, E., 1929: Upplands vegetation och flora. Akad. Avh. Uppsala. Acta phytogeogr. Suecica 1.

BACKMAN, A. L., 1934: Om den åländska skogens förhistoria. Acta Forestalia Fennica 40.

CEDERCREUTZ, C., 1934: Die Algenflora und Algenvegetation auf Åland. Acta Bot. Fenn. 15.

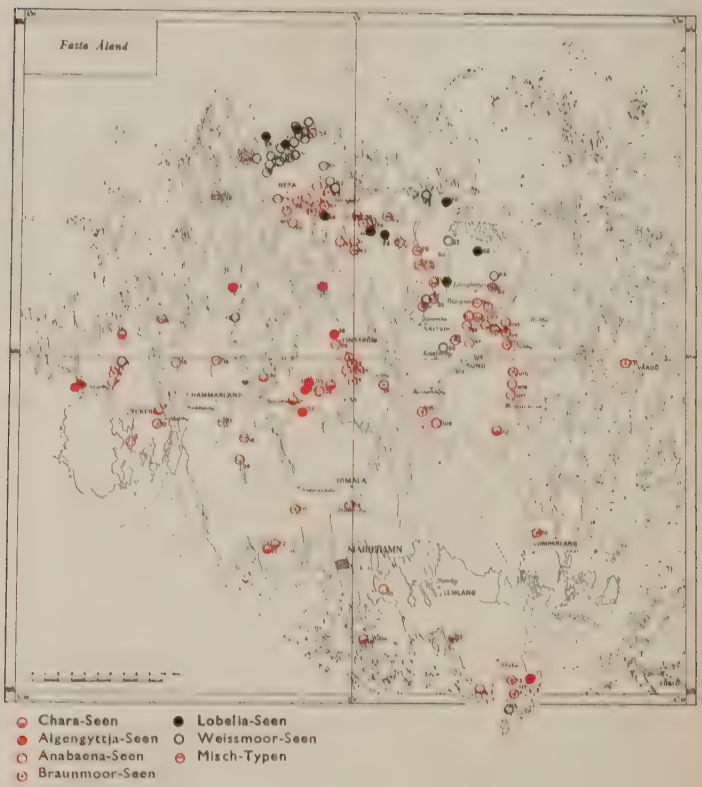
—»— 1935: Chara tomentosa L. i sött vatten på Åland. Memoranda Soc. Fauna et Fl. Fenn. 11.

LUNDQVIST, G., 1927: Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. Die Binnengewässer. Bd. II. Stuttgart.

NAUMANN, E., 1932: Grundzüge der regionalen Limnologie. Die Binnengewässer. Bd. XI. Stuttgart.

PALMGREN, P., 1936: Über die Vogelfauna der Binnengewässer Ålands. Acta Zool. Fenn. 17.

SAMUELSSON, G., 1925: Untersuchungen über die höhere Wasserflora von Dalarne. Sv. Växtsoc. Sällsk. Handl. 9.


Fasta Åland
BETA
SALTVIK
SOND
VÅRDÖ
CHAMMARLAND
TEKEN
TOMALA
MARIEHAMN
LUMPARLAND
LEMLAND
Chara-Seen
Algengyttja-Seen
Anabaena-Seen
Braunmoor-Seen
Lobelia-Seen
Weissmoor-Seen
Misch-Typen

Das Gehirn von Mastigoproctus giganteus Lucas.

Von

Bertil Hanström, Lund, Schweden.

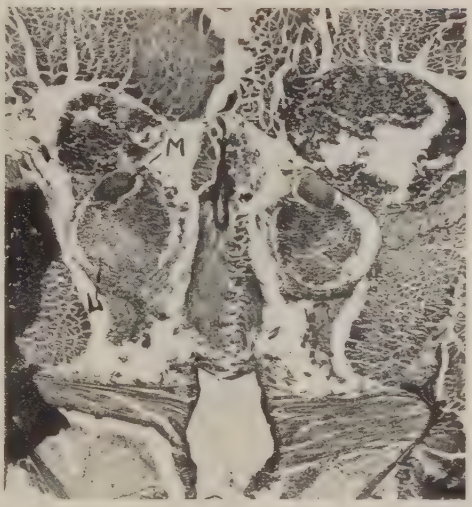
Die Gehirnnerven der Pedipalpen wurden von Börner (1904) beschrieben, während der innere Bau des Gehirns früher nur in meiner Arbeit von 1919 (vgl. auch Hanström 1928!) untersucht worden ist. Zu meiner Verfügung standen aber damals nur zwei nicht fixierte, in Spiritus jedoch ziemlich gut bewahrte Gehirne von *Thelyphonus sp.* und *Neophrynus sp.*, die eine Beschreibung der Morphologie des betreffenden Organes erlaubten. Da indessen die Untersuchung eines für histologische Zwecke fixierten und zu der Art bestimmten Pedipalpengehirns wünschenswert erschien, benutzte ich gern in November 1935 während eines Aufenthaltes an dem Bass Biological Laboratory in Florida die Gelegenheit, das Zentralnervensystem der ungewöhnlich grossen Pedipalpenart *Mastigoproctus giganteus* Lucas in Bouins Gemisch zu fixieren. Der Cephalothorax des fixierten Tieres wurde nach meiner Rückkehr nach Schweden in 12 μ dicke Querschnitte zerlegt und in Friedländers Hämatoxylin und Säurefuchsin gefärbt. Die Fixierung war gut gelungen, obgleich besonders gewisse Partien des hinteren Teils des Gehirns durch Schrumpfung ein wenig zerrissen wurden.

Mastigoproctus giganteus hat ein Paar ziemlich grosser Medialaugen und jederseits vier Lateralaugen, die in einem Haufen zusammenliegen und von denen eines ganz rudimentär ist und keine Linse besitzt. Der Medialaugennerv zieht nach hinten und unten und tritt in den vordersten Zipfel des etwa wie bei *Telyphonus* (vgl. Abb. 398, S. 387, Hanström 1928!) geformten Gehirns von *Mastigoproctus* ein, wo er wie bei primitiven Araneen (*Bothriocyrtus*, S. 467, Han-

1. Mikrophotographie von dem Schnitt N:o 4 der untersuchten Serie von *Mastigoproctus*. Nach unten der Oesophagus; in der Mediallinie Oesophagealmuskeln. Jederseits dieser Muskelbündel die vordersten Zipfel des Protocerebrums, die nach oben die Medialaugenbahn (*M*), nach unten und lateral die Lateralaugenbahn (*L*) enthalten. In dem rechten Gehirnzipfel sieht man die drei Komponenten der ersten Sehmasse der Lateralaugen als drei dunkle Neuropilmassen, die von Ganglienzellen umgeben sind.

STRÖM 1935) einen besonderen, gut abgegrenzten Lobus opticus besitzt (Abb. 1, 2). Dieser enthält eine runde, aus dichtem farbspeicherndem Neuropil zusammengesetzte Sehmasse, die proximal mit kleinen chromatinreichen spezifischen Sehganglienzellen versehen ist. Dann setzen sich die Medialaugenfaserbündel nach hinten und lateralwärts durch die dorsale Ganglienzellenschicht fort und schwellen weiter nach hinten, an der Grenze zu dem Neuropilem der Protocerebrallappen zu einer zweiten Sehmasse an (Abb. 3, 4). Auch diese Sehmasse ist aus dichter feinfaseriger Substanz zusammengesetzt und steht mit besonderen Ganglienzellen in Verbindung, die aber von den umgebenden nicht scharf abgesetzt sind. Nach unten grenzt diese zweite Sehmasse des Medialaugennerven an das Neuropilem der Hauptmasse der Protocerebrallappen, mit dem die Medialaugenfaserbündel sich jetzt so intim vereinigen, dass ich sie nicht weiter mit Sicherheit nach hinten verfolgen konnte. Wahrscheinlich sind sie jedoch mit einem Faserbündel identisch, das längs des dorsolateralen Randes des Protocerebralneuropilems in die lateral hervorragenden Teile des Zentralkörpers hineinzieht.

Die Nerven der drei gut entwickelten Lateralaugen (der Nerv des vollständig rudimentären Auges konnte nicht als ein besonderes Bündel verfolgt werden) ziehen nach unten und medial, treten in die vorderen Gehirnzipfel unter den Medialaugenbündeln hinein und bilden hier eine erste Sehmasse (Abb. 1), in der man die drei, den drei vollentwickelten Lateralaugen entsprechenden Komponenten sehr gut voneinander unterscheiden kann.



2. Schnitt 7 der Querschnittserie des Gehirns von *Mastigoproctus*. Nach unten der Oesophagus; in der Mediallinie Oesophagealmuskeln. Jederseits der letztgenannten die vordersten Gehirnzipfel und über ihnen Querschnitte von prosomalen Darmdivertikeln. In den Gehirnzipfeln nach oben die ersten Sehmassen der Medialaugen (*M*) als dunkle ovale Flecke, nach unten Ganglienzellen und der Querschnitt durch die Lateralaugenbahn (*L*) hinter ihrer ersten Sehmasse.

Auch diese Lateralaugensehmasse ist aus dichter feinfaseriger Substanz zusammengesetzt, sie ist mit den angrenzenden Ganglienzellen direkt verbunden, aber liegt nicht wie die erste Medialaugensehmasse in einem abgegrenzten Lobus opticus. Die mit ihr verbundenenen Ganglienzellen sind auch nicht besonders klein oder reich an Chromatin. Weiter nach hinten vereint sich die Lateralaugenbahn früher als die Medialaugenbahn mit dem Neuropilem der Protocerebrallappen und bildet gleichzeitig eine aus dichter Substanz zusammengesetzte zweite Sehmasse, die aber nicht so

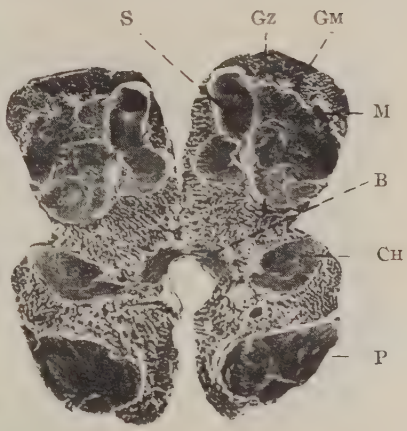
3. Schnitt 28 des *Mastigoproctus*-Gehirns. *Ch* Cheliceralganglion; *Gm* Glomeruli der Corpora pedunculata; *Gz* Globulizellen derselben; *M* zweite Sehmasse der Medialaugenbahn; *P* Pedipalpenganglion; *S* Stiel der Corpora pedunculata.

gut wie die erste abgegrenzt ist. Dann verläuft das Lateralaugenfaserbündel längs des oberen lateralen Randes der Protocerebrallappen und verbindet sich schliesslich (wenigstens zum Teil) mit der schon erwähnten zweiten Sehmasse der Medialaugenbahn.

Unter den Skorpionen kommen bei *Vejovis boreus* in der Medialaugenbahn eine selbständige erste Sehmasse und in der Lateralaugenbahn zwei solche Sehmassen vor, während eine noch mehr proximal liegende Sehmasse gemeinsam für die beiden Arten von Augen sind (vgl. Abb. 392, S. 382, HANSTRÖM 1928!); bei *Euscorpius carpathicus* zieht indessen nach GOTTLIEB (1926) ein Teil der Medialaugenfasern nach der zweiten Sehmasse der Lateralaugen. Bei den Araneen haben sowohl die Medialaugenbahn als die Lateralaugenbahn eine selbständige erste Sehmasse (Abb. 14, S. 468, HANSTRÖM 1935); dann vereinigt sich ein Teil der Fasern der Lateralaugenbahn mit der zweiten Sehmasse der Medialaugenbahn. Der Verlauf der optischen Bahnen von *Mastigoproctus* erinnert am meisten an die Verhältnisse bei *Vejovis*, obgleich die Vereinigung zwischen den beiden Bahnen in der zweiten Sehmasse der Medialaugen bei der erstgenannten Gattung nur partiell zu sein scheint.

Das am meisten charakteristische Merkmal im Bau des Gehirns der Pedipalpen ist die ungeheure Entwicklung der als Assoziationsorgane dienenden Corpora pedunculata, deren Volumen sogar bei *Neophrynus* (vgl. HANSTRÖM 1926!) 50 % des ganzen Gehirnvolumens

beträgt. In dieser Hinsicht zeigt das Pedipalpengehirn eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit dem Gehirn von *Limulus*, bei dem das Volumen der Corpora pedunculata seine höchste Entfaltung unter den Arthropoden erreicht. Bei *Mastigoproctus* sind die Corpora pedunculata quantitativ und qualitativ etwa wie bei *Thelyphonus* entwickelt.

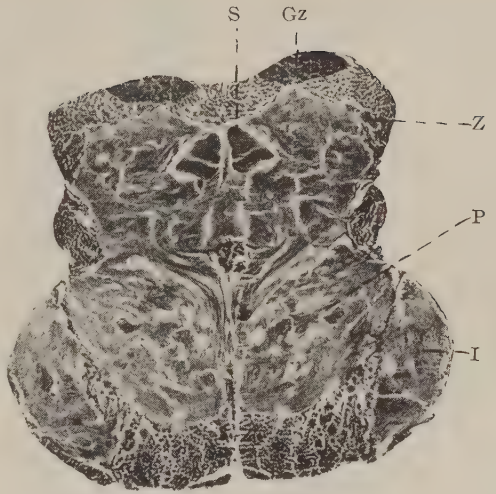


4. Schnitt ¦35 des *Mastigoproctus*-Gehirns. *Ch, Gm, Gz, M, P, S* = Abb. 3. *B* Stomodealbrücke.

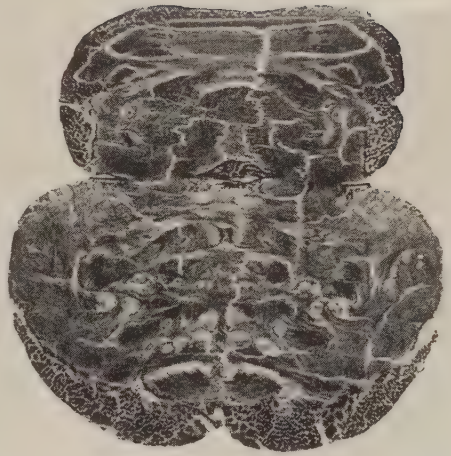
Die von mir untersuchte Schnittserie umfasst 101 12 μ dicke Schnitte durch das Gehirn, von denen N:o 1 mit der ersten Sehmasse der Lateralaugen beginnt (die erste Sehmasse der Medialaugen beginnt im Schnitt 4) und N:o 101 mit der spezifischen Ganglienzellenschicht des Zentralkörpers endet. Die beiden Gehirnhälften, die nach vorn in zwei Zipfel (Abb. 1—4) auslaufen, vereinigen sich im Schnitt N:o 29; nach hinten ragt statt dessen der den Zentralkörper enthaltende unpaare Lappen des Gehirns über dem Oesophagus kaudalwärts hervor, so dass dieser Hinterlappen durch eine Querspalte, die im Schnitt 87 beginnt, von dem Bauchmark getrennt wird (vgl. Abb. 7!). In dieser Serie beginnen die ausserordentlich kleinen und chromatinreichen Ganglienzellen der Corpora pedunculata (die Globulizellen) in dem Schnitt N:o 9, also schon in den vorderen Zipfeln des Protocerebrums, und strecken sich nach hinten bis zum Schnitt N:o 72 (Abb. 3—6). Sie bedecken dabei wie bei *Thelyphonus* den grössten Teil der dorsalen Oberfläche des Gehirns von dem Gebiet neben der ersten Sehmasse des Medialaugennerven bis zum Gebiet, wo der Zentralkörper beginnt. Die Globulizellen senden ihre Nervenfortsätze in das dorsale Neuropil des Protocerebrums hinein, das hier,von dem Schnitt N:o 19 bis zum Schnitt N:o 60, grosse Haufen von

5. Schnitt 45 des *Mastigoproctus*-Gehirns. *Ch, Gm, Gz, P, S* = Abb. 3. Der Stiel (*S*) ist jetzt in einen dorsalen und einen ventralen Teil gespalten. Zwischen den beiden Hälften des Cheliceralganglions der Querschnitt des Oesophagus; unter ihm die postoesophageale Kommissur desselben Ganglions.

dichtfaserigen, intensiv farbspeichernden Glomeruli enthält (Abb. 3—5). Medial von diesen im Lateralteil des Protocerebrums angehäuften Glomeruli liegt bei *Mastigoproctus* der wie bei *Thelyphonus* allein vorkommende Hauptstiel der Corpora pedunculata, der ebenfalls wie die erwähnten Glomeruli mit den Globulizellen verbunden ist. Von kleineren Unregelmässigkeiten abgesehen besteht der Hauptstiel bei *Mastigoproctus* aus einer senkrecht in dem Medialteil des Protocerebrums gelegenen Hauptpartie, die von dem Schnitt 22 bis zum Schnitt 39 reicht (Abb. 3, 4), aber hier sich in einen dorsalen, bis zum Schnitt 48 verlaufenden, und einen ventralen, bis zum Schnitt 72 reichenden (Abb. 5, 6) Teil spaltet. Dieser Stiel besteht aus derselben dichtfaserigen Substanz wie die Glomeruli und entspricht offenbar dem von mir 1919 bei *Thelyphonus* beschriebenen Brückenstiel, *obgleich er bei Mastigoproctus keine wirkliche Brücke bildet.* Die Stiele der beiden Gehirnhälften nähern sich zwar allmählich der Mediallinie des Gehirns (Abb. 6) und grenzen im Schnitt 66 auf einer kurzen Strecke unmittelbar aneinander. *Eine wirkliche Verlötung der glomerulösen Stiele der beiden Gehirnhälften kommt aber nicht zustande*, was sehr merkwürdig ist, da eine solche »Gehirnbrücke» nicht nur bei den Skorpionen und Araneen sondern auch bei *Thelyphonus* und *Neophrynus* vorhanden ist. Möglicherweise treten aber einzelne Nervenfasern hier von einem der Stiele nach dem anderen über.



6. Schnitt 63 des *Mastigoproctus*-Gehirns. *Gz* Globulizellen der Corpora pedunculata; *S* Stiel derselben; *P* Pedipalpenganglion; *Z* das nach vorn und lateral hervorragende Ende des Zentralkörpers; *I* das Ganglion der ersten Gangbeine.



7. Schnitt 84 des *Mastigoproctus*-Gehirns. Nach oben das Gehirn mit dem dorsal gelegenen Zentralkörper; in der Mitte des Schnittes der Querschnitt des Oesophagus und nach unten das Bauchmark mit in verschiedene Richtungen ziehenden Faserbündeln und einer ventralen Ganglienzellenschicht.

Ein zweites wichtiges Assoziationszentrum hat das Arachnoidengehirn in dem kaudal gelegenen Zentralkörper. Dieser ist bei *Mastigoproctus* mächtig entwickelt und reicht mit den nach vorn hervorragenden lateralen Enden bis zum Schnitt 60. Die quer über die Mediallinie sich erstreckende Hauptpartie (Abb. 7) beginnt erst im Schnitt 80 und reicht bis zum Schnitt 98, während seine aus kleinen chromatinreichen Ganglienzellen bestehende Zellenschicht weiter nach hinten bis zum Schnitt 101 reicht. Das feinfaserige farbspeichernde Neuropil des Zentralkörpers besteht aus mehreren horizontalen Lamellen, die wie bei gewissen Araneen (vgl. HANSTRÖM 1935, S. 470!) nach vorn mit Reihen von kleinen Glomeruli besetzt sind. Etwas ähnliches kommt übrigens auch bei den Solifugen vor (vgl. HANSTRÖM 1919, S. 98!).

Der Rest des Protocerebrums, die Cheliceralganglien und die Stomodealbrücke (Abb. 3—5), bieten bei *Mastigoproctus giganteus* keine besonderen Merkmale dar, weshalb ich sie nicht in diesem Zusammenhang zu beschreiben brauche. Der vorliegende Beitrag zur Kenntnis des Pedipalpengehirns hat uns aber an Hand eines gut fixierten Materiales eine genauere Auffassung von dem Verlauf der Sehbahnen und der Anzahl der Sehmassen gegeben und in dem Bau der Corpora pedunculata eine nicht unwichtige Verschiedenheit in dem Verhalten des Hauptstieles bei *Mastigoproctus* und anderen Arachnoiden gezeigt.

LITERATUR.

BÖRNER (1904): Zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Bd. 17.

GOTTLIEB (1926): Über das Gehirn des Skorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 127.

HANSTRÖM (1919): Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden. Inauguraldissertation, Lund 1919.

—»— (1926): Untersuchungen über die relative Grösse der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. Zeitschr. f. mikr. anat. Forschung, Bd. 7.

—»— (1928): Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Julius Springer, Berlin 1928.

—»— (1935): Fortgesetzte Untersuchungen über das Araneengehirn. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie, Bd. 59.

Eine neue Methode zur Bestimmung der relativen Wanderungsintensität des Zooplanktons.

Von

Erkki Halme.

Vorläufige Mitteilung.

Schon seit uralten Zeiten hat sich der Mensch zum Fang von verschiedenen Lebewesen des Wassers mannigfache Vorrichtungen ausgedacht, in welche die Tiere bei ihren Bewegungen wohl leicht geraten, doch nur durch einen Zufall wieder den Weg zurück ins Freie finden. Dieser Art sind ja viele Netzfanggeräte der Fischer. Entsprechendes finden wir aber auch in der Natur. Viele Trichopterenlarven haben ein trichterförmiges Fangnetz, in welches das von den Wasserströmungen mitgeführte Plankton gerät. Auch viele andere von Plankton lebende Wassertiere besitzen in ihrem Körper zweckmässige Siebanordnungen zum Auffangen der Nahrung. Ich erwähne hier nur die Appendiculariengattung *Oikopleura*, deren Fangvorrichtung sich sogar zu quantitativen Planktonuntersuchungen eignet (Lohmann 1908).

Als ich i. J. 1933 meine Untersuchungen über die vertikale Schichtung und vertikalen Wanderungen des Brackwasserplanktons bei der Zoologischen Station in Tvärminne begann, kam in mir der Gedanke auf, eine Fangvorrichtung zu konstruieren, in welche nur in einer bestimmten Richtung sich aktiv bewegendes Plankton hineingeraten könnte und mit deren Hilfe es möglich würde, die relative Intensität dieser Bewegungen, am nächsten also der vertikalen Wanderungen, quantitativ zu ermitteln.

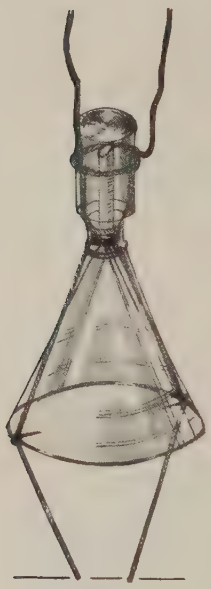


Abb. 1.

Zu diesem Zweck wurde folgender Apparat zusammengestellt:

An einen gewöhnlichen Glastrichter (Mündungsdurchmesser 13 cm) wurde eine dünnwandige Probeflasche zu 80 ml mittels eines Gummipropfens so befestigt, dass der schmale Trichterhals ein Stück in sie hineinragte (Abb. 1), und Flasche und Trichter dann mit weichem Messingdraht und Bindfaden fest miteinander verbunden. Eine Schnur von passender Länge wurde zum Aufhängen des Apparats in die jeweilig gewünschte Tiefe freigelassen. Schliesslich wurde noch ein recht schweres Gewicht der Tragschnur gegenüber angehängt, um ein Schwenken des Apparats durch die Wasserbewegungen zu verhindern.

Zu einer solchen Konstruktion des Apparats kam ich durch die Überlegung, dass wenn beim Zooplankton bestimmtgerichtete Massenbewegungen überhaupt vorkommen, so müssen die Tiere bei ihren Bewegungen schliesslich in die Fangvorrichtung geraten, wenn deren offene Mündung gegen ihre Bewegungsrichtung gestellt ist. Durch den in der Flasche steckenden schmalen Trichterhals wird es den Tieren dagegen recht schwer, wieder zurück in die Freiheit zu finden, weshalb von ihnen offenbar der grösste Teil in der Flasche gefangen wird. Der Apparat wurde aus dünnem Glas hergestellt um die Lichtverhältnisse möglichst unverändert zu erhalten, was natürlich u. a. schon infolge der sichtlich phototaktischen Natur der vertikalen Wanderungen wichtig ist.

Hier sei über einige Versuche berichtet, die mit diesem Apparat bis auf weiteres und in erster Linie zur Prüfung der Anwendbarkeit der Methode ausgeführt worden sind.

Versuch: Tvärminne 11.—12. VII. 1933.

Der Apparat wurde an der Anlegebrücke der Zoologischen Station mit der Mündung nach unten W von der Brücke 0.5 m tief hinabge-

lassen. Nach 2 Tagen und einer Nacht wieder hervorgeholt, erwies sich die Flasche von einer Unzahl aktiv beweglichen Planktons angefüllt. Für das Zooplankton wurden folgende Mengenverhältnisse gefunden:

Podon polyphemoides	20.5 %
Ceratella cochlearis	19.1 »
Copepoda nauplii	16.4 »
Cirripeda »	13.0 »
Leprotintinnus bottnicus	8.2 »
Evadne nordmanni	6.8 »
Bosmina maritima	5.5 »
Daphnia cucullata	2.1 »
Copepoda spp.	1.4 »
Ceratella quadrata	0.8 »
Synchaeta baltica	0.7 »
Acartia bifilosa	0.7 »
Copepoda juvenes	0.7 »
Spp. ceterae	5.5 »
	100.0 %

Diese im Fangapparat konstatierten Mengenverhältnisse wichen recht erheblich von der gleichzeitigen Zusammensetzung der pelagischen Fauna ab. Z. B. die Cladoceren *Evadne* und *Podon* waren im Meere verhältnismässig selten, während dagegen die Copepoden und insbesondere *Bosmina maritima* recht reichlich vertreten waren, letztere sogar den Hauptanteil des ganzen Mesozooplanktons bildend.

Unter solchen Umständen war es also offenbar, dass von einigen Formen relativ grössere Mengen in den Fangapparat geraten waren, m. a. W. sie waren in ihn viel aktiver hineingewandert als diejenigen Formen, die dort in relativ geringerer Zahl vorgefunden wurden. Dies lässt sich m. E. entweder nur so erklären, dass einige Formen sich bei ihrer täglichen Wanderung intensiver als die anderen nach oben bewegt hatten, oder auch so, dass sie solche Wanderungen öfter ausgeführt hatten als die letztgenannten.

Später sind mehrere Versuche ausgeführt worden, bei denen sich regelmässig erwiesen hat, dass sich im Apparat fast ausschliesslich aktiv bewegliche Formen ansammeln, weshalb die so erhaltenen Proben fast nur tierisches Plankton enthalten. Hier steht uns also guten Endes auch ein einfaches Mittel zu einer recht effektiven Iso-

lierung tierischen Planktons z. B. für physiologische und nahrungsökologische Untersuchungen zu Gebote, was sonst mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist.

Fernerhin wurde festgestellt, dass sich im Apparat auch solche Formen ansammeln, die nicht der eigentlichen pelagischen Planktonfauna angehören (Chironomidenlarven, Acariden, *Mysis*); offenbar hatten sich auch diese auf den Weg nach oben ins freie Wasser gemacht und waren so bei der Ausführung dieser vertikalen Bewegung in den Apparat gelangt.

Uns liegt nun in der Tat ein Problem vor: Lassen sich mittels dieser neuen Methode aktive vertikale Bewegungen des Planktons wirklich sicher konstatieren oder geraten die Tiere bei ihren planlosen Bewegungen im Wasser nur durch den Zufall geführt in den Fangapparat hinein? Diese Frage sei durch folgenden Versuch beleuchtet.

Versuch: Helsinki, 5. VI. 1934, Versuchszeit 21.30—24.00 Uhr.

Drei Fangtrichter, der eine mit der Mündung nach unten, der zweite mit der Mündung nach oben und der dritte waagerecht (Abb. 2), wurden an einem Hafenkai in Abständen von 0.5 m nebeneinander 1 m tief hinabgehängt; die Wassertiefe betrug an der Stelle 8 m.

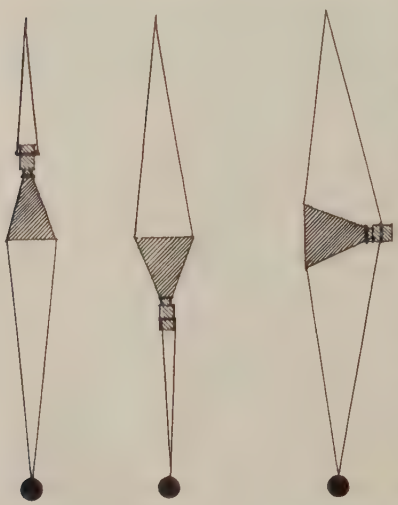


Abb. 2.

Den ganzen Tag hatte recht sonniges Wetter geherrscht, doch war der Himmel abwechselnd bewölkt. Es wehte ein schwacher NO-Wind, vor welchem die Stelle jedoch geschützt war. Bewölkung während des Versuches 7—8; schon lange vor Sonnenuntergang (21.33 Uhr) war der Himmel von einem dichten Wolkenschleier bedeckt.

Nach Ablauf der Versuchszeit (21.30—24.00 Uhr) hatten sich in den ausgehängten Fangapparaten verschiedene Formen in folgenden Mengen angesammelt (aus 10 ml jeder Probe abgezählt; Tab. 1):

TABELLE 1.

Name	H:ki, 5. VI—34. Zeit^{h} 21.30—24.00		
	Trichtermündung		
	nach oben	nach der Seite	nach unten
Tintinnopsis tubulosa	—	—	4
Synchaeta baltica	—	—	22
» littoralis	16	2 ?	2
» monopus	2	—	6
» fennica	—	—	2
Ceratella quadrata	—	2	8
» cochlearis	—	—	12
» eichwaldi	4	2	32
Notholca acuminata	—	—	2
Rotatoriae spp.	—	—	4
Copepoda juvv.	—	—	2
» nauplii	—	2	76
Podon polyphemoides	—	—	14
Evadne nordmanni	—	—	2
Lamellibranch. larvae	—	—	10
Insgesamt	22	8	198

Wir ersehen aus der Tabelle, dass der mit der Mündung nach unten aufgehängte Fangapparat eine viel reichere Planktonausbeute geliefert hat als die beiden anderen, und es war offenbar, dass das Plankton gerade durch seine eigene aktive Bewegung in den Apparat getrieben worden war. Eine passive Wanderung lässt sich ja kaum annehmen, denn in solchem Falle hätte das Fangmaterial naturgemäss auch unbewegliche Formen in recht reichlicher Zahl enthalten müssen.

Die Abendzeit wurde zur Ausführung des Versuches deshalb gewählt, weil die in Frage stehenden typischen Planktonformen des Finnischen Meerbusens, wie meine vorläufig noch unveröffentlichten Beobachtungen es zeigen, bei ihren täglichen vertikalen Wanderungen gerade zur Nacht in die höheren Wasserlagen zu steigen scheinen, um sich bei Sonnenuntergang wieder zurück in die Tiefe zu begeben.

Diese nach oben hin geschehende Abendwanderung spiegelt sich nun im Ergebnis des Versuches wieder. Letzteres kann aber als ein-

wandfrei sicher nur unter der Bedingung gelten, dass die Fangapparate unter sich quantitativ vergleichbar sind; es war wohl versucht worden, die Apparate so gleich wie möglich zu bauen. Folgender Versuch mag hierüber Klarheit geben:

Versuch: Helsinki, 6. VI. 1934, Versuchszeit 21.20—23.50 Uhr.
4 gleiche Fangapparate (I—IV) wurden mit der Mündung nach unten an derselben Stelle wie im vorigen Versuch in einer Tiefe von 0.5 m aufgehängt.

Während des Versuches herrschte völlige Windstille und klarer Himmel. Sonnenuntergang 21.30 Uhr.

Das Ergebnis des Versuches findet sich in Tab. 2 zusammengefasst.

TABELLE 2.

Name	H:ki, 6. VI—34. Zeit[h] 21.20—23.50 Trichtermündung nach unten				I—IV im Mittel	Max. Abweichung vom Mittelwert
	I	II	III	IV		
Tintinnopsis brandti	2	2	—	—	1.0	± 1.0
» tubulosa	74	81	132	102	97.2	+ 34.8
» parvula	456	440	592	430	479.5	+ 122.5
» fimbriata ..	—	—	2	—	0.5	+ 1.5
Synchaeta baltica	14	20	8	18	15.0	— 7.0
» littoralis	6	14	6	4	7.5	+ 13.5
» fennica	—	2	—	—	0.5	+ 1.5
Ceratella quadrata	6	24	4	18	13.0	+ 11.0
» cochlearis	4	6	6	—	4.0	— 4.0
» eichwaldi	16	30	22	16	21.0	+ 9.0
Notholca acuminata	—	2	—	—	0.5	+ 1.5
Rotatoriae spp.	2	—	—	2	1.0	± 1.0
Eurytemora hirund.	2	—	2	—	1.0	± 1.0
Acartia bifilosa	2	—	—	—	0.5	+ 1.5
Diaptomus gracilis	—	—	—	2	0.5	+ 1.5
Copepoda juvv.	6	—	—	6	3.0	± 3.0
» nauplii	32	36	18	26	28.0	— 10.0
Lamellibranch. larvae	4	8	10	2	6.0	+ 4.0
Insgesamt	626	665	802	626	679.7	+ 122.3

Die Zahlenwerte geben zu erkennen, dass die einzelnen Formen in den Fangbeständen quantitativ nur in ganz grossen Zügen in übereinstimmender Zahl vertreten sind. Dies kann entweder direkt auf einem Fehler im Apparat selbst beruhen oder eher wohl darauf, dass das Plankton, wie wir später sehen werden, auch auf kleinem Raum keineswegs homogen verteilt ist.

Wir stellen dann auch fest, dass dem von einem einzigen Apparat gelieferten Fangresultat quantitativ nur dann voll zu trauen ist, wenn sich bei den verschiedenen Versuchen deutliche Unterschiede ergeben, wie es im vorhergehenden, am 5. VI. 1934 ausgeführten Versuch offenbar der Fall war. Hingegen bei Anwendung von mehreren gleichgerichteten Apparaten nebeneinander dürften die von diesen gelieferten Mittelwerte als recht zuverlässig gelten können.

Nun war es interessant zu studieren, ob sich mittels dieser Methode die relative Intensität der aktiven Vertikalbewegungen wirklich quantitativ bestimmen lässt. Zu diesem Zweck wurden folgende Versuche angeordnet.

Versuch: Tvärminne 17. VI. 1935.

4 Fangapparate: zwei grössere (Trichteröffnung 23 cm) und zwei kleinere (13 cm) wurden in einer abseits vom Verkehr gelegenen kleinen Bucht an der N-Seite der Inseln Sundholm und Halsholm an einer zur Stelle geschafften 6 m langen und an ihrem einen Ende verankerten Stange in 1 m Tiefe abwechselnd mit der Mündung nach oben und nach unten aufgehängt. Die Stange wandte sich allmählich in die Richtung des Wellengangs und hielt sich dann anscheinend ganz unbeweglich, so eine Gewähr für eine möglichst solide Verankerung der Fangapparate gebend (Abb. 3).

Über hydrographische und klimatologische Verhältnisse zur Zeit des Versuches sei folgendes erwähnt:

Wassertiefe auf der Versuchsstelle 8.5 m. Oberflächentemperatur 10.8° C, in 5 m Tiefe 8.8° C. Strömungen (gemessen mit dem sog. Kreuzstrommesser der Meeresforschungsanstalt) während der Dauer des einstündigen Versuches in 5 m Tiefe 0 m/st, an der Oberfläche 30 m/st (10 m in 20 Minuten) in der Richtung W—E. Sichttiefe (gewöhnliche sog. Secchi-Scheibe von 30 cm Durchmesser) um 20.50 Uhr 4.2 m. Das relative Eindringen des Lichtes in das Wasser veranschaulicht eine später (11. X. 1936) mit Hilfe eines photoelektrischen Apparats (Weston-Zelle) ermittelte Lichtintensitätskurve an einer anderen in der Nähe

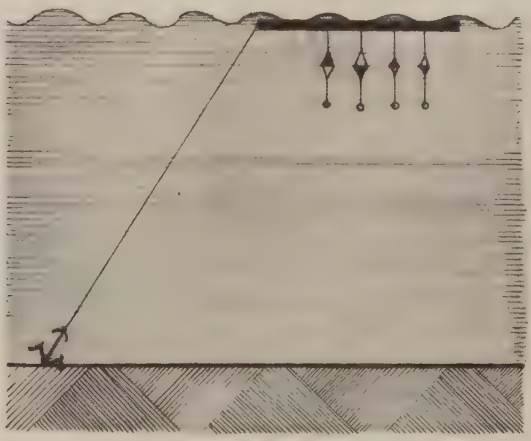


Abb. 3.

gelegenen Versuchsstelle, wo zur Zeit des Versuches eine Sichttiefe von genau 4 m gemessen wurde (Abb. 4; die obere Kurve stellt eine Logarithmenkurve dar, die entsprechenden Lichtintensitätswerte in Lux-Lichteinheiten sind links angegeben; die untere Kurve ist eine gewöhnliche lineare Kurve, die entsprechendenden Lichtintensitätswerte stehen rechts). Wir ersehen aus der Kurve, dass die Lichtintensität schon in den Oberflächenschichten rasch etwa bis an die untere Grenze der doppelten Sichttiefe abnimmt, was also in grossen Zügen die Strecke bezeichnet, bis wohin das Licht noch direkt einzudringen vermag. In tieferen Lagen ist die Abnahme der Lichtintensität schon viel schwächer, wie auch der Verlauf der Kurve im Verhältnis zur x-Achse deutlich zu erkennen gibt.

Es leuchtet also ein, dass schon ganz kurze vertikale Wanderungen das Plankton in ganz andere Lichtverhältnisse führen. Die Reizbarkeit für Licht wird offenbar auch noch dadurch erhöht, dass ein auf bestimmte Beleuchtung eingestellter Plankter durch den Wechsel der Atmosphärilien (Bewölkung etc.) leicht sogar recht bedeutenden Schwankungen der Lichtintensität ausgesetzt und infolgedessen zu naturgemässen phototaktischen Vertikalbewegungen ver-

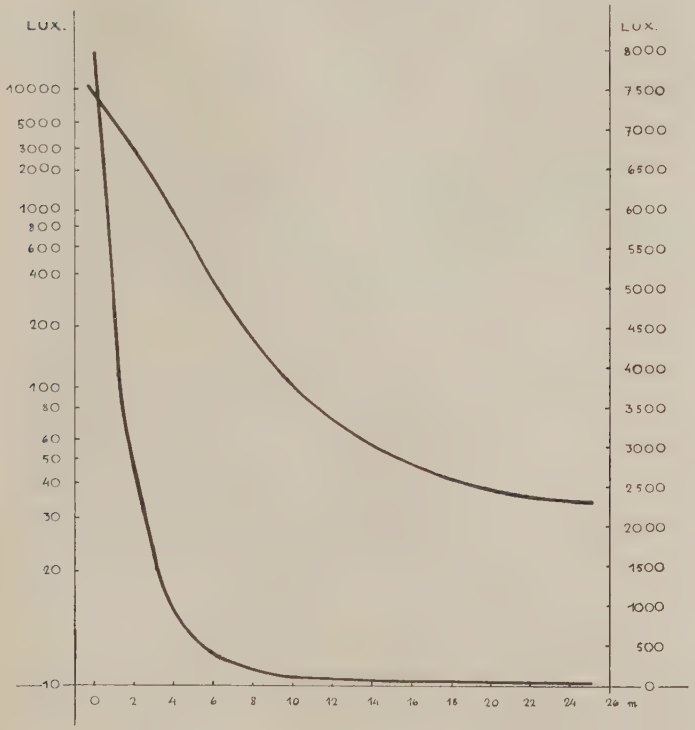


Abb. 4.

anlasst wird. Es versteht sich deshalb, dass wir in der neuen Methode über ein Mittel verfügen, auch am Tage, wenn zum Nachweis grösserer Wanderungen z. B. die Pumpenmethode versagt, insbesondere in den Oberflächenschichten die dort stattfindenden vertikalen Wanderungen des Planktons ± gut zu verfolgen.

Über die Beleuchtungsverhältnisse während der Dauer des jetzt in Frage stehenden Versuches geben Messungen mit dem Eder-Hecht-Graukeilphotometer (Keilkonstante 0.188) folgenden Aufschluss:

17. VI. 1935 Belichtungszeit	Relative Lichtmenge pro Stunde	Absolute Lichtmenge Bunsen-Roscoe-Einh.
20.30—21.00	139.1	116.1
21.15—21.45	41.4	34.5
23.03—1.03	0	0

Der Versuch dauerte von 20.27 bis 22.27 Uhr, ein erneuter Versuch wurde von 23.03 bis 1.03 Uhr angeordnt. In Tab. 3 finden sich die Ergebnisse der Zählungen als Mittelwerte von je einem der grösseren Apparate (Trichtermündung 23 cm) und einem der kleineren (13 cm), ferner die Gesamtsummen und quantitative Artenzusammensetzung des Planktons im Oberflächenwasser.

TABELLE 3.

Name	Zeit^h 20.27—22.27 Trichtermündung		Zeit^h 23.03—1.03 Trichtermündung		Artenzusammensetzung des Planktons im Meer 0 m, 10 l
	nach unten	nach oben	nach unten	nach oben	
Tintinnopsis brandti ..	7	—	—	—	6
» tubulosa	19	—	—	—	270
» parvula*	123	43	27	8	2272
Synchaeta baltica	—	9	21	—	387
» littoralis ..	7	17	7	—	33
» monopus ..	—	—	7	—	—
» fennica	7	—	—	—	3
Ceratella eichwaldi	—	—	—	8	—
Notholca acuminata ..	—	—	—	4	—
Harpacticidae sp. juv. ..	—	—	—	—	3
Eurytemora hirund. ..	—	—	—	—	3
Copepoda juvv.	—	—	23	—	12
» nauplii	203	—	376	—	138
Bosmina maritima	—	9	—	—	18
Podon polyphemoides	4	—	35	—	6
Evadne nordmanni	—	—	28	—	3
Lamellibranch. larvae ..	—	—	28	8	285
Insgesamt	370	78	552	28	3439

* Aus einer Wasserprobe unter Berücksichtigung des Filtrationsschwundes (52 %) berechnet

Man liest aus der Tabelle, dass sich zahlreiche Formen in reichlicherer Zahl in demjenigen Fangapparat angesammelt haben, dessen Mündung nach unten gerichtet war. Nur *Synchaeta littoralis* sowie die hier wahrscheinlich wohl ganz zufällig und selten vorkommenden Rotatorien *Ceratella eichwaldi* und *Notholca acuminata* bilden eine Ausnahme. Die meisten der erbeuteten Formen erreichten nicht einmal diejenige Individuenzahl, die sich in 10 l des umgebenden Meerwassers feststellen liess, weshalb eine besonders starke Wanderung auch nach oben hin sichtlich nicht stattgefunden hat. Copepodennauplien hatte der Apparat dagegen eine dem Inhalt von 20 l Meerwasser entsprechende Menge gefangen.

Wir haben nun also festgestellt, dass sich zur Abendzeit und in der Nacht, wenn die natürliche Aufwärtswanderung des Planktons im Meere stattfindet, in einem mit der Mündung nach unten gerichteten Fanggerät bedeutend mehr Plankton ansammelt als in einem nach oben gerichteten Apparat. Es liegt nun die Annahme nahe, dass am Tage, wo deutliche Vertikalwanderungen mit gewöhnlichen Methoden im allgemeinen nicht nachweisbar sind, auch in unserem Falle die Fangbestände klein und zwar unabhängig von der Richtung des Apparats annähernd gleich bleiben. Dass dies aber nicht zutrifft, zeigt uns folgender Versuch.

Versuch: Tvärminne 19. VI. 1935.

Die Fangapparate wurden in derselben Anordnung wie vorhin mitten auf dem Storfjärd bei der Zoologischen Station in 36 m tiefes Wasser ausgelegt.

Wassertemperatur:

0 m	11.2° C
5 »	10.0
10 »	9.1
20 »	4.1

Strömungen: 18.18—18.50 Uhr an der Oberfläche keine Strömung, 19.00 -19.35 Uhr in 5 m Tiefe keine Strömung. Sichttiefe: 7.0 m (12 Uhr).

Versuchszeiten: 11.53 —13.53 Uhr, sehr nebliges Wetter, schwacher Wind und Wellengang; 18.00—20.00 Uhr, klares, sonniges Wetter, windstill.

Die Lichtmessungen mit dem Eder-Hecht-Graukeilphotometer ergaben folgende Werte:

Belichtungszeit	Relative Lichtmenge in 1 Stunde	Absolute Lichtmenge Bunsen-Roscoe-Einheiten in 1 Stunde
12.08—13.25	182.2	152.1
18.20—19.36	32.7	27.3

Die Zahlenwerte der folgenden Tabelle 4 stellen wie auch diejenigen der vorhergehenden, Mittelwerte von je einem grossen (23 cm) und einem kleinen (13 cm) Fangapparat dar.

TABELLE 4.

Name	Zeit^h 11.53—13.53 Trichtermündung		Zeit^h 18.05—20.05 Trichtermündung	
	nach unten	nach oben	nach unten	nach oben
Tintinnopsis tubulosa	7	—	18	—
» parvula	36	50	7	9
» baltica	36	—	264	29
» littoralis	—	—	21	—
Ceratella quadrata	—	—	—	4
Cyclops sp.	7	—	—	—
Eurytemora hirund.	7	—	—	8
Acartia bifilosa	—	—	4	—
Copepoda juvv.	7	—	7	—
» nauplii	150	—	270	—
Bosmina maritima	—	—	4	—
Evadne nordmanni	—	—	4	—
Lamellibranch. larvae	—	—	—	8
Insgesamt	250	50	599	58

Wir stellen fest, dass auch am Tage — es herrschte allerdings aussergewöhnlich starker Nebel — sich in den mit der Mündung nach unten gerichteten Apparaten viel mehr Plankter angesammelt hatten, während in den beiden anderen Apparaten nur die im Meere recht reichlich auftretende Ciliate *Tintinnopsis parvula* vorgefunden wurde. Eine ähnliche, aber sichtlich kräftigere Intensität der Aufwärtsbewegung tritt uns auch im Nachmittagsversuch entgegen.

Ich glaube dieses Ergebnis folgenderweise erklären zu dürfen: Grundvoraussetzung für ein natürliches Schweben des tierischen Planktons ist eine ununterbrochen aufwärtsstrebende Schwimmbewegung. Diese Bewegungsachse ändert ihre Richtung nur dann, wenn der von oben her kommende Lichtreiz zu kräftig wird und eine negative Reaktion verursacht. Sinkt aber die Lichtintensität ganz plötzlich, so kehrt das Plankton wieder in seine normale Bewegungsrichtung zurück, und es entsteht eine vertikale Aufwärtsbewegung, wie wir sie z. B. bei Sonnenuntergang beobachten können. Wir hätten es somit bei dieser vertikalen Wanderung gar nicht mit einer phototaktischen Reaktion im eigentlichen Sinne zu tun, wie es die morgens bei Sonnenaufgang stattfindende Abwärtswanderung offenbar ist.

Der Umstand, dass — wie es der vorhin geschilderte Versuch zeigte — auch am Tage eine intensive Aufwärtswanderung festzustellen war, liesse sich somit nach dem obigen teils so erklären, dass ein Teil der Lichtstrahlen vom Apparat absorbiert worden wäre und dieser also einen Schatten oder m. a. W. eine Verminderung der Lichtintensität auf der dem Licht abgekehrten Seite und dadurch auch eine Umkehrung der Bewegungsrichtung des Zooplanktons nach oben hin verursacht hätte, teils auch so, dass die Beleuchtungsintensität auch am Tage infolge wechselnder Bewölkung, Luftfeuchtigkeit u. dgl. sogar bedeutenden Schwankungen unterliegen kann, auf welche das Zooplankton durch vertikale Bewegungen reagiert, die sich je nach dem Wechsel der Beleuchtungsverhältnisse als kurze, sich in dichter Folge wiederholende Vertikalwanderungen äussern, zu deren Nachweis die gewöhnlichen Pumpen- u. a. Methoden nicht ausreichen. Uns ist also nun durch diesen neuen Apparat die Möglichkeit zu einer Untersuchung der zu verschiedenen Zeiten des Tages stattfindenden Vertikalbewegungen des Planktons und zugleich zur quantitativen Bestimmung ihrer relativen Intensität gegeben.

Um jedoch Aufschluss über die gegenseitige relative Wanderungsintensität der einzelnen Formen zu erhalten, müssen wir Vergleiche zwischen den vom Apparat gelieferten Fangresultaten sowie den quantitativen Verhältnissen des Planktons im umgebenden Meereswasser anstellen. Zu diesem Zweck wird es nötig, bevor wir an die

Bestimmung der relativen Wanderungsintensität gehen, die Grenzen kennenzulernen, innerhalb welcher die Individuenzahlen der verschiedenen Arten an ein und derselben Stelle im Laufe eines Tages oder an dicht nebeneinander gelegenen Stellen auch zur gleichen Stunde sich bewegen können.

Versuch: Tvärminne 19. VI. 1935, Versuchszeit 12.40—13.15 Uhr.

Dieser Versuch wurde parallel mit dem vorigen ausgeführt und bezweckte den Nachweis, ob das Meereswasser in der unmittelbaren Umgebung des Fangapparats hinsichtlich seiner Planktonzusammensetzung als homogen betrachtet werden kann. Hierzu wurden dem Oberflächenwasser an ganz dicht beieinander gelegenen Stellen quantitative Planktonproben, drei zu 50 l, eine zu 20 l und vier zu je 10 l entnommen und durch das Planktonnetz (Müllergaze N:o 20), zwei weitere Proben zu je 1 l durch gehärtete Filter gelassen. Aus diesen zwei letztgenannten Proben wurden nur einige Arten gezählt. Das Ergebnis findet sich in Tab. 5 zusammengestellt.

Das Ergebnis ist recht überraschend. Wir stellen in den Individuenzahlen der einzelnen Arten ebensowie in den Gesamtsummen beträchtliche Schwankungen fest, ja so grosse, dass wir sie nicht ausschliesslich auf Rechnung der methodischen Fehler schreiben können. Am deutlichsten machen sich diese grossen Unterschiede in den Gesamtsummen bemerkbar, in welchen wir sogar bis auf das 4fache steigende Schwankungen konstatieren. Wir sehen ferner, dass die aus 50 l erhaltenen Gesamtsummen erheblich kleiner sind als die aus geringeren Wassermengen abgesiebten Planktonquantitäten. Dies rührt, scheint mir, davon her, dass auch bei vorsichtigem Abfiltrieren grosser Wassermengen insbesondere die kleineren Plankter viel grössere Möglichkeiten haben, durch das Planktonnetz hindurchzuschlüpfen als bei Behandlung von kleineren Wassermengen. Ganz entgegengesetzt verhält es sich mit der Artenzahl. Diese ist, wie die Tabelle zeigt, in den Proben zu 50 l bedeutend grösser als in den übrigen, zum Teil offenbar darauf beruhend, dass bei einer quantitativen Zählung auch die seltenen Formen grössere Möglichkeiten haben, mitgezählt zu werden, weil wir hierbei im allgemeinen dazu kommen, mit einem konzentrierteren Material zu arbeiten, nicht weniger deutlich aber auch darauf, dass das Plankton auch an nahe-

TABELLE 5.

Name	19. VI—35. Zeit^{h} 12.40—13.15. Plankton in 10 l 0 m										Max. Abweichung vom Mittelwert
	Gezählt aus:									Im Mittel	
	50 l	50 l	50 l	20 l	10 l	10 l	10 l	10 l	1 l	1 l	
Tintinnopsis brandti ..	27	33	16	76	45	46	80	10		84	46.3	+ 37.7
» tubulosa ..	118	300	164	373	530	388	377	390	208	588	353.6	+ 234.4
» parvula ..	×	×	×	×	×	×	×	×	1040	588	814.0	± 226.0
Synchaeta baltica	83	108	94	335	440	217	112	140	312		204.5	+ 235.5
» littoralis ..	29	37	38	49	54	68	24	50			43.6	+ 24.4
» monopus ..	2	18	25	11	—	34	16	20			15.7	+ 18.3
» fennica	—	24	38	38	—	—	8	—			13.5	+ 24.5
Ceratella quadrata	16	24	7	11	36	11	8	60			21.6	+ 38.4
» cochlearis ..	4	—	2	11	27	22	—	—			8.2	+ 18.8
» eichwaldi	—	—	2	—	—	—	8	—			1.2	+ 6.8
Notholca acuminata. ..	—	4	2	—	—	—	—	—			0.8	+ 3.2
Cyclops spp.	—	2	—	—	—	—	—	—			0.8	+ 1.7
Eurytemora hirund. ..	—	2	4	—	—	—	8	—			1.8	+ 6.2
Copepoda juvv.	—	4	—	—	9	—	—	—			1.6	+ 7.4
» nauplii	11	13	18	32	36	34	16	40			25.0	+ 15.0
Bosmina maritima	—	2	2	—	—	11	8	—			2.9	+ 8.1
Podon polyphemoides..	—	—	2	5	—	—	—	10			2.1	+ 7.9
Evadne nordmanni ..	—	2	—	5	9?	—	—	10?			3.2?	+ 6.8?
Lamellibranch. larvae ..	2	2	2	16	9	—	—	—			3.9	+ 12.1
Insgesamt	292	575	416	962	1195	831	665	730			707.0	+ 488.0

gelegenen Stellen keineswegs eine in quantitativem Sinne homogene Verteilung aufweist, sondern zu Scharen — wie wir es nennen können — zusammentritt (vgl. z. B. das Auftreten von *Synchaeta fennica*). Doch deutet auch die Tabelle auf eine gewisse Regelmässigkeit der Quantitäten: es sind ja auf jeden Fall die Grössenklassen der erhaltenen Zahlenwerte in grossen Zügen übereinstimmend.

Unterziehe nwir diese sowie die Zahlenwerte der folgenden Tabelle 6, die die zu verschiedenen Zeiten des Tages aus dem Oberflächenwasser mit der Planktonpumpe (25 l) gehobenen Planktonquantitäten, auf 10 l umgerechnet angibt, einem gegenseitigen Vergleich, so stellen wir fest, dass infolge offenbarer Vertikalwanderungen, auf die wir indes hier nicht näher eingehen, die Planktonzusammensetzung des Oberflächenwassers sogar noch erheblicheren Schwankungen unterliegen kann.

Wir gelangen also dazu, dass insofern wir Vergleiche zwischen dem Inhalt des Fangapparats und der Planktonquantität des umgebenden Wassers anstellen wollen, wir diese Schwankungen zu berücksichtigen und die quantitativen Proben am liebsten gerade während der Dauer des Versuches zu nehmen haben.

Nach diesen methodischen Bemerkungen können wir wieder zu unserer Hauptfrage zurückkehren: Bestimmung der relativen Wanderungsintensität vermittels dieser neuen Methode. Betrachten wir folgenden Versuch:

Versuch: Tvärminne 14.—15. VI. 1935.

Vier Apparate wurden mit der Mündung nach unten in der vorhin erwähnten Bucht bei den Inseln Sundholm und Halsholm in 0.5 m Tiefe zu verschiedenen Zeiten des Tages ausgehängt.

Wassertiefe 11 m, Oberflächentemperatur am 15. VI. um 19 Uhr 10.0° C, Sichttiefe 6.5 m. Windstärke während des Versuches 0—2 Bf. Sonnenuntergang 21.05 Uhr, Sonnenaufgang 3.50 Uhr; am Versuchsmorgen war der Himmel jedoch bis gegen 4.30 Uhr bewölkt. Über die Beleuchtungsverhältnisse zur Zeit des Versuches geben uns Messungen mit dem Eder-Hecht-Graukeilphotometer (Keilkonstante 0.188) folgenden Aufschluss:

TABELLE 6.

Name	Zeit h 16.45	20.30	22.25	0.50	4.40	6.10	Im Mittel	Max. Abweichung vom Mittelwert
Leprotintinnus bottnicus	6	26	—	22	21	6	13.5	— 13.5
Tintinnopsis tubulosa	12	—	16	—	21	—	8. 1	+ 12.9
» brandti ..	25	—	—	7	14	6	8.6	+ 16.4
» fimbriata	—	—	8	—	—	—	1.3	+ 6.7
Synchaeta baltica	68	13	31	7	—	12	21.9	+ 46.1
» monopus ..	6	6	—	—	—	—	2.0	+ 4.0
Ceratella quadrata	87	102	93	208	84	120	115.7	+ 92.3
» cochlearis ..	168	70	85	156	105	120	117.3	+ 50.7
» eichwaldi	6	—	—	—	14	—	3.3	+ 10.7
Notholca acuminata ..	—	—	8	—	—	—	1.3	+ 6.7
Cyclops spp.	—	—	—	22	—	—	3.7	+ 18.3
Eurytemora hirund. ..	143	6	225	223	14	18	104.8	+ 120.2
Acartia bifilosa	—	—	—	7	—	—	1.2	+ 5.8
Copepoda juvv.	50	6	93	164	—	6	53.2	+ 110.8
» nauplii	347	192	78	67	119	144	157.8	+ 189.2
Daphnia cucullata	—	—	—	22	—	6	4.7	+ 17.3
Bosmina maritima	43	314	1990	790	785	396	719.7	+ 1270.3
Podon polyphemoides	—	6	—	—	—	—	1.0	+ 5.0
» intermedius	—	—	—	7	—	—	1.2	+ 5.8
Evadne nordmanni ..	31	—	8	37	7	18	16.8	+ 20.2
Cladocera juvv.	6	19	31	15	21	18	18.3	+ 12.7
Cirripeda nauplii	—	6	16	—	7	—	4.8	+ 11.2
Lamellibranch. larvae ..	12	19	16	15	7	6	12.5	+ 6.5
Insgesamt	1010	785	2698	1769	1219	876	1392.8	+ 1305.2

TABEL

Name	Plankton in 10 l (0 m)	Zeit^h 18,25–20,25 I–II	III–IV	I–IV	Zeit^h 21,00–23,00 I–II	III–IV	I–IV
Tintinnopsis brandti ..	1	—	—	—	—	—	—
» tubulosa ..	140	14	3	8.5	20	—	10.0
» parvula ..	718	34	44	39.0	168	104	136.0
Synchaeta baltica	264	—	14	7.0	6	8	7.0
» littoralis	7	—	—	—	6	—	3.0
» monopus ..	11	—	—	—	—	—	—
» fennica	39	—	—	—	6	4	5.0
Ceratella quadrata	4	—	—	—	7	—	3.5
» cochlearis	3	—	—	—	—	—	—
» eichwaldi	6	—	—	—	—	—	—
Notholca acuminata ..	—	—	—	—	—	—	—
Eurytemora hirund. ..	7	—	—	—	—	—	—
Acartia bifilosa	—	—	3	1.5	—	—	—
Copepoda juvv.	7	—	3	1.5	20	12	16.0
» nauplii	202	985	555	770.0	2370	1008	1689.0
Bosmina maritima	7	—	—	—	—	—	—
Podon polyphemoides..	4	21	18	19.5	7	4	5.5
Evadne nordmanni	11	—	—	—	7	—	3.5
Cladocera juvv.	4	—	—	—	—	—	—
Lamellibranch. larvae ..	132	—	—	—	78	16	47.0
Insgesamt	1567	1054	640	847.0	2695	1156	1925.5

Belichtungszeit	Relative Lichtmenge während 1 Stunde	Absolute Lichtmenge in Bunsen-Roscoe-Einheiten pro Stunde
18.15—18.45	75.9	63.4
20.30—21.30	17.2	14.5
22.40— 2.20	0	0
3.50— 4.50	17.4	14.5
6.02— 7.02	45.1	37.7

Interessant ist festzustellen, dass das Photometer in der Nacht trotz der langen Belichtungszeit überhaupt kein Licht notierte. So ist also die »helle Sommernacht des Nordens» (14.—15. VI.!) in der Wirk-

LE 7.

Zeit^h 23,30–1,30			Zeit^h 2,00–4,00			Zeit^h 4,23–6,23			Zeit^h 6,45–19,00 (Auf 2 st umgerechnet)		
I–II	III–IV	I–IV	I–II	III–IV	I–IV	I–II	III–IV	I–IV	I–II	III–IV	I–IV
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
48	7	27.5	63	69	66.0	28	29	28.5	6	3	4.5
225	92	158.5	77	35	56.0	7	15	11.0	20	5	12.5
63	7	35.0	14	4	9.0	7	—	3.5	21	7	14.0
34	—	17.0	—	—	—	7	—	3.5	1	1	1.0
—	4	2.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	7	—	3.5	4	3	3.5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	2.5
—	—	—	7	—	3.5	—	—	—	1	—	0.5
7	4	5.5	21	8	14.5	15	15	15.0	—	—	—
—	7	3.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	11	9.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41	7	24.0	—	7	3.5	—	—	—	1	—	0.5
1208	582	895.0	602	268	435.0	100	147	123.5	133	37	85.0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	19	16.5	7	—	3.5	—	—	—	3	1	2.0
13	19	16.0	14	—	7.0	7	—	3.5	1	—	0.5
—	—	—	—	3	1.5	—	3	1.5	—	—	—
174	20	97.0	—	10	5.0	15	—	7.5	—	—	—
1834	779	1306.5	805	404	604.5	193	209	201.0	195	58	126.5

lichkeit recht dunkel, erscheint uns aber nur infolge des Adaptionsvermögens des menschlichen Auges so hell. Ziehen wir uns die vorhin dargelegte Lichtintensitätskurve (Abb. 4) sowie die schon in den Oberflächenschichten zu konstatierende starke Lichtabsorbtion, die sich aus ihr erlesen lässt, in Erinnerung, so kommen wir zum Schluss, dass auch in heller Sommernacht im Meere praktisch genommen fast völlige Dunkelheit herrschen muss.

Die aus der obigen Zusammenstellung ersichtliche relativ geringe Lichtmenge in den ersten Morgenstunden des 15. VI. dürfte von der schon erwähnten Bewölkung (Stratus) herrühren, die dann fast den ganzen Tag anhielt. Der vorangehende Tag war dagegen fast völlig wolkenlos und klar.

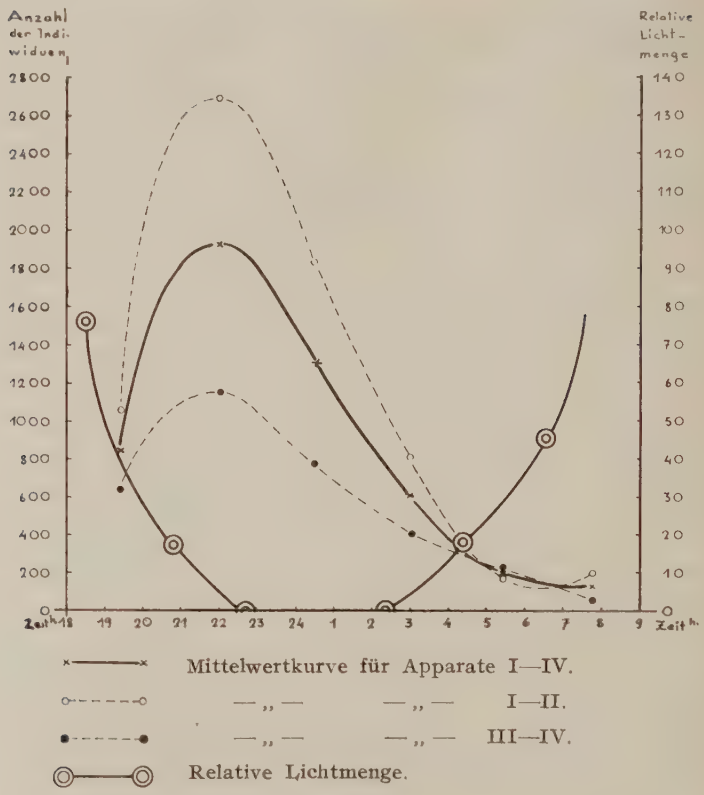
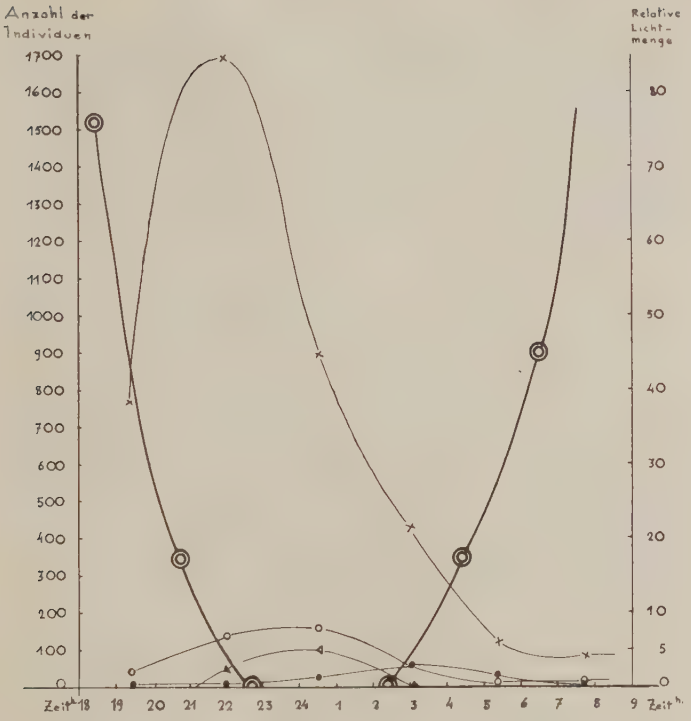


Abb. 5.

Die Ergebnisse der Versuchsreihe sind in Tab. 7 zusammengestellt. Es gelangen die Mittelwerte der zwei grösseren (I—II) und der zwei kleineren (III—IV), ferner aller Fangapparate insgesamt (I—IV) gesondert für sich zur Angabe.

Bei Betrachtung der von der Tabelle angegebenen in den Apparaten gefangenen Gesamtmengen des Zoomesoplanktons stellen wir fest, dass am Abend und in der Nacht eine intensivere Aufwärtswanderung in die Fangapparate stattgefunden hat als am Tage innerhalb



Nauplii.

Tintinnopsis parvula.

Tintinnopsis tubulosa.

Lamellibranch. larvae.

Relative Lichtmenge.

Abb. 6.

gleicher Zeiteinheiten (2 st). Zur Zeit des Sonnenaufgangs, wenn beim Zooplankton die regelgemässige Fluchtreaktion nach unten eintritt, sind auch die Fangresultate relativ klein geblieben. Im beigefügten Diagramm (Abb. 5) sind angegeben: Die Beleuchtungsverhältnisse während der Versuchsdauer, ermittelt mit dem Graukeilphotometer, das Aufsteigen des Planktons in die grossen (I—II) und in die kleinen (III—IV) Apparate und schliesslich die relative Wanderungsintensität nach oben, berechnet als Mittelwert für sämtliche Apparate.

Weiter sind im folgenden Diagramm (Abb. 6) als Mittelwerte sämtlicher Apparate (I—IV) die entsprechenden Wanderungsintensitätskurven für einige reichlich angetroffene Arten dargelegt.

Wir ersehen aus diesen einigen Beispielen, dass die Kurven nur einen Gipfelpunkt zu haben scheinen, der offenbar den Augenblick bezeichnet, in welchem die relative Wanderungsintensität der betr. Art nach oben hin ihr Maximum erreicht. Wir stellen fernerhin fest, dass dieser Gipfelpunkt bei den einzelnen Formen zu sehr verschiedenen Zeiten erreicht wird, bei den Nauplien z. B. gleich nach Sonnenuntergang, bei *Tintinnopsis tubulosa* dagegen am deutlichsten erst in den ersten Morgenstunden, etwa um 2—4 Uhr.

Es ist also wahrscheinlich, dass es uns mit Hilfe der neuen Methode — wenigstens bei ihrer Weiterentwicklung — möglich wird, die relative Wanderungsintensität der einzelnen Arten zu verschiedenen Zeiten des Tages zu bestimmen. Hierbei muss jedoch bemerkt werden, dass wir aus den absoluten Mengen des sich in den Apparaten angesammelten Planktons natürlich nichts über die gegenseitigen Wanderungsintensitätsverhältnisse der einzelnen Arten schliessen können, m. a. W. wir können nicht behaupten, dass z. B. die Nauplien, die in den Fangbeständen in gewaltiger Mehrzahl gefunden wurden, am intensivsten gewandert wären. Erst ein Vergleich mit der Planktonzusammensetzung des umgebenden Wassers vermag uns hierüber Aufschluss zu geben.

Wie indes aus der obigen Diskussion hervorgegangen sein dürfte, ist das Zoomesoplankton bei weitem nicht homogen im Oberflächenwasser verteilt, und auch das Filtrieren durch ein gewöhnliches Planktonnetz führt zu beträchtlichen quantitativen Fehlern. Aus diesem

Grunde ist bei solchen Vergleichen und Schlussfolgerungen wenigstens bis auf weiteres grösste Vorsicht geboten.

In Tab. 8 ist ein Vergleich nur zwischen denjenigen Versuchen angestellt worden, in deren Anschluss gleichzeitig auch Proben aus dem Oberflächenwasser genommen wurden, damit sich wenigstens eine Fehlerquelle, nämlich die Beeinflussung der Planktonverhältnisse des Oberflächenwassers durch die täglichen Wanderungen des Planktons, beseitigen liesse. Die Tabelle bringt die prozentischen Anteile der in den mit der Mündung nach unten aufgehängten Apparaten angetroffenen Arten an den entsprechenden quantitativen Zahlenwerten des umgebenden Wassers zur Schau.

Wie vorhin bereits gezeigt wurde, treffen die in der Tabelle dargelegten Zahlenwerte wohl nur in grossen Zügen zu. Ich beschränke mich deshalb auch nur auf einige wenige Bemerkungen, zumal die Tabelle in erster Linie vorläufig nur die Darlegung des Prinzips bezweckt, nach welchem sich mit Hilfe dieses Apparates die relative Wanderungsintensität der verschiedenen Arten im Verhältnis zu einander bestimmen lässt.

Wir stellen u. a. fest, dass die relative Wanderungsintensität der verschiedenen Arten in diesen drei Versuchen offenbar recht grossen Schwankungen unterworfen ist. Z. B. die Cladoceren *Podon polyphemoides* und *Evadne nordmanni* erwiesen sich in dem am 17. VI. 1935 ausgeführten Versuch hinsichtlich ihrer Wanderungsintensität den übrigen Formen bedeutend überlegen, während wiederum in dem am 19. VI. 1935 zur Tageszeit ausgeführten Versuch viele andere Arten relativ stärker in den Apparat hineingewandert waren. In der Tat hat sich auch auf Grund von täglichen Vertikalserien, wie ich in Tvärminne ermittelt habe, gezeigt, dass diese zwei Arten — und von ihnen besonders *Evadne nordmanni* — zu den typischten Nachtwanderern gehören, die zur Nachtzeit bedeutende Strecken nach oben zurücklegen können.

Interessant ist auch z. B. das Verhalten der Copepodennauplien. Sie scheinen in dem am 14. VI. vorgenommenen Versuch um 21.00—23.00 Uhr stärker nach oben gewandert zu sein als die anderen. Dieser Zeitpunkt entspricht gerade dem Scheitel der vorhin dargegten, die relative Wanderungsintensität der Nauplien darstellenden

24

TABELLE 8.

	17.VI–35 Zeit^h 23,03–1,03			19.VI–35. Zeit^h 11,53–1,53			14.VI–35 Zeit^h 21,00–23,00		
	Plankton im Apparat	Plankton in 1 l des umgebenden Wassers	Verhältnis %	Plankton im Apparat	Plankton in 1 l des umgebenden Wassers	Verhältnis %	Plankton im Apparat	Plankton in 1 l des umgebenden Wassers	Verhältnis %
Tintinnopsis brandti	—	6	<16.7	—	46	<2.2	—	1	<100.0
» tubulosa	—	270	<0.4	14	354	4.0	20	140	14.3
» parvula	27	2272	1.2	72	814	8.8	168	718	23.4
Synchaeta baltica ..	21	387	5.4	72	205	35.1	6	264	2.3
» littoralis..	7	33	21.2	—	44	<2.3	6	7	85.7
» monopus	7	—	>700?	—	16	<6.2	—	11	<9.1
» fennica ..	—	3	<33.3	—	14	<7.1	6	39	15.4
Ceratella quadrata ..	—	—	—	—	22	<4.6	7	4	175.0
» cochlearis..	—	—	—	—	8	<12.5	—	3	<33.3
» eichwaldi ..	—	—	—	—	1	<100.0	—	6	<16.7
Notholca acuminata	—	—	—	—	1	<100.0	—	—	—
Harpacticidae sp.juv.	—	3	<33.3	—	—	—	—	—	—
Cyclops spp.	—	—	—	14	0.3	466.6	—	—	—
Eurytemora hirund.	—	3	<33.3	14	2	700.0	—	7	<14.3
Copepoda juvv.	23	12	191.6	14	2	700.0	20	7	285.7
» nauplii ..	376	138	272.5	300	25	1200.0	2370	202	1123.7
Bosmina maritima..	—	18	<5.6	—	3	<33.3	—	7	<14.3
Podon polyphemoides	35	6	583.3	—	2	<50.0	7	4	175.0
Evadne nordmanni..	28	3	933.3	—	3	<33.3	7	11	63.6
Cladocera juvenes ..	—	?	—	—	?	—	—	4	<25.0
Lamellibranch. larvae	28	285	9.8	—	4	<25.0	78	132	59.1

Kurve. Ferner stehen die Nauplien hinsichtlich ihrer Reaktionsintensität auch im Versuch vom 19. VI. 1935 an erster Stelle. Dies zeugt m. E. nur für die recht grosse phototaktische Empfindlichkeit der in Frage stehenden Art, da sie nach meinen demnächst zur Veröffentlichung gelangenden Untersuchungen »Einige Versuche über die Einwirkung verschiedener Reize auf das Zooplankton des Brackwassers» auf verschiedene Beleuchtung recht empfindlich reagiert.

Wollen wir das vorhin dargelegte Prinzip ein wenig allgemeiner fassen, so sagen wir:

1. Zeigen zwei Arten zu einem bestimmten Zeitpunkt die gleiche Wanderungsintensität, so verhalten sich ihre Mengen im Meere genau wie im Fangapparat:

$$a : b = a_1 : b_1$$

2. Zeigen aber zwei Arten ungleiche Wanderungsintensität, so können wir dies durch die Formel ausdrücken:

$$a : b = a_1 : b_1 \pm x.$$

ZUSAMMENFASSUNG.

Im Anfang des Aufsatzes wird ein einfacher neuer Planktonfangapparat beschrieben. Die mit demselben ausgeführten Versuche, die vorläufig in erster Linie auf die Prüfung der Anwendbarkeit des Apparats ausgegangen sind, haben u. a. folgendes ergeben:

1. In einem im Meere ausgehängten Fangapparat sammeln sich schon nach kurzer Zeit beträchtliche Mengen aktiv beweglichen Planktons an, so dass sich in dieser Weise recht reine Zooplanktonproben ergeben. In dieser Methode bietet sich uns ein Mittel dar, z. B. für physiologische Versuchszwecke das tierische Plankton vom pflanzlichen recht effektiv zu trennen.

2. Das in einem solchen Apparat angesammelte Plankton weist eine ganz andere Artenzusammensetzung auf als dasjenige des umgebenden Wassers, offenbar weil die Intensität der Vertikalbewegung bei den verschiedenen Arten verschieden ist.

3. In vielen Versuchen wurde eine Ansammlung auch von solchen Formen gefunden, die nicht zur eigentlichen pelagischen Planktonfauna gehören. Es ist deshalb möglich, dass man mit Hilfe des Apparats z. B. auch die vertikalen Wanderungen der Bodenformen ergründen könnte.

4. In nebeneinander mit der Trichtermündung nach unten aufgehängten und möglichst gleich gebauten Apparaten sammelt sich Plankton in annähernd übereinstimmenden Mengen an. Um jedoch zu zuverlässigen quantitativen Ergebnissen zu gelangen, sind die Versuche stets mit mehreren einander völlig gleichen Apparaten anzustellen; bei den Berechnungen gelten dann die von ihnen gelieferten Mittelwerte.

5. In einem Versuch mit verschieden gerichteten Fangapparaten wurde festgestellt, dass sich in demjenigen Apparat, dessen Trichtermündung nach unten gerichtet war, viel mehr Plankton ansammelte als in den anderen. Der Versuch fand am Abend statt, offenbar hat man es also hier mit einer typischen aufsteigenden Wanderung zu tun.

6. Zu verschiedenen Zeiten des Tages angestellte Versuche ergaben, dass auch am Tage ein nach unten gerichteter Apparat eine viel grössere Ausbeute lieferte als einer, dessen Mündung nach oben gerichtet war. Es zeigte sich indes, dass diese zu Tageszeit stattfindende Aufwärtswanderung wenigstens bei den in den Apparaten reichlicher angetroffenen Formen im Vergleich zur Nachtwanderung recht bescheiden ist. Der nächtliche Zeitpunkt der maximalen Ansammlung im Apparat ist bei den einzelnen Arten recht verschieden; bei einigen tritt er gleich nach Sonnenuntergang ein, bei anderen erst später in der Nacht. Mit Hilfe des neuen Apparats sind wir also offenbar in der Lage, die relative Intensität der Vertikalwanderung der einzelnen Formen zu verschiedenen Zeiten des Tages zu bestimmen.

7. Ein Vergleich der gegenseitigen Wanderungsintensität der verschiedenen Formen ist schwieriger, weil das Plankton im umgebenden Wasser nicht homogen verteilt ist und weil ein Filtrieren grosser Wassermengen durch ein gewöhnliches Planktonnetz zu bedeutenden methodischen Fehlern führt. Der im Aufsatz geschilderte,

diese Frage betreffende Versuch dient denn auch lediglich in erster Linie zur Demonstrierung der gebrauchten Methode.

8. Verzeichnis der im Aufsatz behandelten Plankter (ausschliesslich Formen des Zoomesoplanktons sind berücksichtigt worden):

Ciliata	1. Leprotintinnus bottnicus (Nordqvist) Jörgensen
	2. Tintinnopsis brandti (Nordqvist) Levander
	3. » tubulosa Levander
	4. » parvula Jörgensen
	5. » fimbriata Meunier
Rotatoria	6. Synchaeta baltica Ehrenb.
	7. » littoralis Rouss
	8. » monopus Plate
	9. Ceratella quadrata v. Platei (Jägersk.)
	10. » cochlearis (Gosse)
	11. » eichwaldi (Levand.)
	12. Notholca acuminata Ehrenb.
Copepoda	13. Harpacticidae sp. juv.
	14. Cyclops sp.
	15. Eurytemora affinis v. hirundoides (Nordqv.)
	16. Acartia bifilosa (Giesbr.)
	17. Diaptomus gracilis G. O. Sars.
	18. Copepoda juvenes
	19. » nauplii
Cladocera	20. Daphnia cucullata G. O. Sars.
	21. Bosmina obtusirostris v. maritima P. E. Müller
	22. Podon polyphemoides (Leuck.)
	23. » intermedius Lilljeb.
	24. Evadne nordmanni Lovén
	25. Cladocera juvenes
Cirripeda	26. Balanus improvisus Darw., nauplii
Mollusca	27. Lamellibranchiata larvae

Zitierte Literatur:

LOHMANN, H.: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters., Bd. 10, Kiel 1908.

Über die Vegetationssukzession auf zwei steinblockreichen Landzungen im innersten Teil der Lovisa-Bucht (Süd-Finnland).

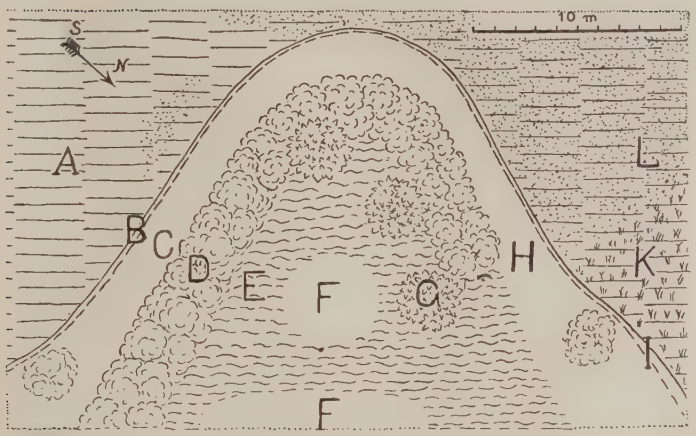
Von

Hans Buch

Die Vegetationssukzession auf den beiden hier in Frage kommenden Landzungen kann darum Interesse beanspruchen, weil sich die Vegetation dort — wahrscheinlich wegen der grossen, die praktische Ausnutzung des Bodens erschwerenden Steinblöcke — ohne merkbare Einwirkung des Menschen hat entwickeln können.[1]) Zu dem ist die Vegetationssukzession gerade auf steinblockreichen Ufern Finnlands noch kaum untersucht worden, obgleich sie auf andersartigen Küsten Finnlands schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen ist (z. B. Palmgren, Kujala, Häyrén, V. Brenner und Lemberg). Von besonderem Interesse ist die auf den Steinblöcken stattfindende Vegetationssukzession. Die Meeresfelsen in Häyréns Arbeit (1914) bilden allerdings eine ähnliche feste Unterlage, sind aber im übrigen, wie wir sehen werden, als Standort betrachtet von den Steinblöcken meiner Untersuchungsstellen durchaus verschieden.

Die eine der untersuchten Landzungen liegt im innersten Teil der Lovisa-Bucht zwischen den zwei wasserreichsten Bachmündungen, die andere (Kartenskizze) unweit davon am Ostrande der Bucht neben einer Bachmündung. Die Landzungen erheben sich bis zu etwa 1,5 m über den mittleren Wasserstand und bestehen aus Moränenboden, mit zahlreichen im Mittel etwa 1 m breiten Stein-

[1]) Die zwischen den beiden Landzungen gelegenen Teile des Ufess sind meist niedrige Sumpfwiesen. Ihre Vegetation ist schon lange durch den Menschen beeinflusst worden (Beweidung, Bootlandungsstellen usw.) und interssierte mich deshalb weniger. Dasselbe gilt für die Vegetation des Westufers der Bucht, an dem das Städtchen Lovisa gelegen ist.



Vegetationskartenskizze der kleinen, am Ostufer der Lovisa-Bucht gelegenen, steinblockreichen Landzunge (Die Steinblöcke sind nicht eingezeichnet). Die ursprünglich in Schritten ausgeführten Messungen sind in Meter umgerechnet. Gleich ausserhalb der linken Seite der Karte mündet ein Bach. Erklärung im Text.

blöcken aus präkambrischen Gesteinsarten. Die Steinblöcke bedecken eine Gesamtfläche von ungefähr gleicher Grösse wie die Zwischenräume. Am dichtesten stehen sie bei einer ehemaligen Uferterrasse 2—3 m landeinwärts von der mittleren Wasserstandslinie; gegen das Ufer zu werden sie immer zerstreuter, und aus dem Wasser ragen nur vereinzelte Blöcke empor.

Die allgemeine Beschaffenheit der heutigen Vegetationszonen der Landzungen wird durch eine Vegetationskartenskizze der einen der beiden Landzungen veranschaulicht; da die Vegetation auf beiden ziemlich gleichartig ist beschränkt sich die folgende Darstellung darum auf diese eine Landzunge. — Die Wasservegetation ausserhalb der Landzunge (Kartenskizze A, K, L). Im Süden (A): lockere Bestände von *Phragmites communis* und *Typha latifolia*, ein lockerer *Scirpus Tabernaemontani*-Bestand. Am Nordrand: *Scirpus eupaluster*-Soz. (K) mit zerstreuten lockeren Beständen von *Typha latifolia*, *Phragmites communis* und *Phalaris*

arundinacea. Am Ende der Landzunge: ein Teil der sich nach NW und W erstreckenden, fast den ganzen innersten Teil der Lovisa-Bucht bedeckenden *Scirpus Tabernaemontani-Soz.* (L). — Die Anzahl der *Vegetationszonen der Landzunge* ist vier. 1) Die schmale *Carex gracilis*-Zone (B, I) an der mittleren Wasserstandslinie, bei I etwas breiter und namentlich auf der Landseite reichlich mit *Myosotis palustris* und *Galium palustre* untermengt. 2) Die Hochstaudenzone (C, H), die sich landeinwärts bis zum Fusse der *Alnus*-Stämme, also bis etwas unter die *Alnus*-Kronen (D) erstreckt. Bei Hochwasser überschwemmt. Dicht geschlossene, nur von den Steinblöcken unterbrochene Vegetation. Die Bodenschicht fehlt. Fast überall herrscht die *Ulmaria pentapetala-Soz.* mit wenigen Beimischungen. Nur bei H findet sich eine mosaikartige Mischung der *Ulmaria pentapetala-* und *Thalictrum flavum-Soz.* oder die *U. pentapetala—Th. flavum-Soz.* (die Bestandteile gleichmässig vermengt) nebst fremden Beimischungen. Die Steinblöcke dieser Zone tragen fast nur Laubmoose. 3) Die *Alnus glutinosa*-Zone (D, nur die Kronen gezeichnet), eine einfache Reihe mehrstämmiger Individuen an der Hochwassergrenze (rechts und links in der Hochstaudenzone je ein isolierter, mehrstämmiger Baum). 4) Die *Sorbus aucuparia* und *Prunus padus*-Zone (E), enthält auch drei mehrstämmige *Acer platanoides*-Bäume (einer mit G bezeichnet). Diese Bäume bilden zusammen einen Hain (geschlossenes Kronendach ausser in F), der ausser der Baumschicht noch eine untere Baumschicht, eine Busch- und eine Krautschicht aufweist. Die Bodenschicht fehlt; auf dem Erdboden finden sich nur an zwei Stellen an der Hochwassergrenze vier Moosarten: *Amblystegium serpens* und *Bryum ventricosum*, *Plagiothecium silvaticum* und *Catharinea undulata*, alle spärlich. Die Steinblöcke des Haines tragen meist einen dichten Moosteppich, die Baumstämme Moose und Flechten oder nur Flechten. Die Flechtenvegetation habe ich nicht näher untersucht, sie wird hier deshalb nicht weiter behandelt.

Wie ersichtlich schliessen die Vegetationszonen dicht aneinander und sind scharf begrenzt; die Wellenschlagzone fehlt wegen der Wellen auffangenden Wasservegetation. Es fehlt auch die saline Zone d. h. die beim Hochwasser von Salzwasser überschwemmte, mit

Halophyten bewachsene Zone, wo sich die Salzkonzentration des Bodens bei mittlerem und niedrigem Wasserstande durch Verdunstung steigert; unter den Wasser- und Ufersoziationen der Landzunge gibt es in der Tat fast keine, die nicht auch in und an Binnengewässern vorkommt. Über die *Carex gracilis-Soz.* am Jyväsjärvi-See berichtet z. B. Vaheri (1932, S. 6) — das Vorhandensein dieser Soziation weist übrigens nach Vaheri (l. c. S. 31 und 50) auf ungestörte Vegetation hin. Alles deutet also darauf, dass das umgebende Wasser sehr arm an Natriumchlorid ist. Das Vorkommen der in Finnland fast nur an Meeresküsten angetroffenen Art *Scirpus Tabernaemontani* braucht nicht auf natriumchloridhaltigem Wasser zu beruhen, da die Pflanze — wie mir Dr Harald Lindberg freundlichst mitteilte — wenn auch selten und in vereinzelten Individuen, auch in Süsswasser vorkommt. Nach einigen von Dr E. Häyrén mir freundlichst zur Veröffentlichung überlassenen Analysenresultaten enthielt das Buchtwasser ausserhalb des Westufers etwa 300 m. von der nächsten Bachmündung (100 m. ausselhalb des Schulhauses) am 8 Sept. 1922. 2,97 ‰ NaCl und etwa 1 km von der Bachmündung (ausserhalb der Zollbrücke) am 9 Sept. 1922 3,80 ‰ NaCl. Zu bemerken ist, dass der Salzgehalt beim herbstlichen hohen Wasserstande am höchsten zu sein pflegt. Ausserhalb der von mir untersuchten Landzungen, die ja an Bachmündungen liegen, ist das Wasser natürlich viel ärmer an NaCl, und am zum Bache grenzenden üferteile (Südufer der Karte) meist wohl praktisch NaCl-los.

Die Vegetationssukzession an der Süd- und Westküste Finnlands wird bekanntlich durch die sogen. säkulare Landhebung ermöglicht, die in der Gegend von Lovisa 0,2 m im Jahrhundert beträgt (R. Witting 1922, S. 483); es steigt langsam neues Land aus dem Meere, und die Vegetationszonen der Küsten wandern mit der Uferlinie meerwärts, einander von der Landseite her allmählich ersetzend. Als beschleunigender Faktor von meist etwas geringerer Bedeutung kann u. a. noch die Verlandung hinzukommen. Das ist in der Lovisa-Bucht der Fall; diese Bucht ist nämlich eine der zahlreichen in die Nordküste des Finnischen Meerbusens spitzwinklig einschneidenden flachen Buchten, in deren innersten Teil Flüsse oder Bäche münden. Auf einer Spezialkarte vom Jahre 1747 (G. Nikander

1930, S. 14) einer damals geplanten Festung am innersten Teile der Bucht sieht man neben der Bachmündung, wo die heutige Landzunge sich befinden müsste, nur eine kleine runde Landzunge; diese entspricht wohl dem heute etwas mehr landeinwärts gelegenen höheren Gelände. Die heutige spitze Landzunge lag also damals wahrscheinlich zum grössten Teil noch unter Wasser. Auf einer Karte vom Jahre 1807 (l. c., S. 31) ist sie aber schon kenntlich, hat aber noch nicht ganz dieselbe Form wie heute, weil einige an ihrer Basis gelegene, jetzt fast trockene Uferwiesen damals noch unter Wasser lagen. Die damalige mittlere Wasserstandslinie befand sich etwa bei der heutigen Hochwassergrenze, d. h. bei den jetzigen *Alnus glutinosa*-Stämmen (Karte, Mittelpartie der Zone D); hier liegt die vorher erwähnte ehemalige Uferterrasse. Das umgebende Wasser war sicherlich schon damals fast ganz süss. Ich will im folgenden versuchen die damalige Vegetation und die seit dem stattgefundene Vegetationssukzession mit Hilfe der heutigen Vegetation zu ermitteln.

I. DIE SUKZESSION DER GEFÄSSPFLANZENVEGETATION.

Die *Carex gracilis*-Zone lag zu der Zeit, wo die oben erwähnte Karte vom Jahre 1807 gezeichnet wurde, wahrscheinlich bei der heutigen Hochwassergrenze, also bei der alten Uferterrasse. (Karte, Mittelpartie der Zone D.) Die an die *Carex*-Zone grenzende Wasservegetation (auf der Fläche der heutigen Hochstaudenzone, C, H) bestand aber damals kaum aus der *Scirpus Tabernaemontani-Soz.*, sondern eher aus der *Sc. paluster-Soz.* mit *Phalaris arundinacea, Phragmites* usw. oder aus der *Phragmites-Soz. Scirpus Tabernaemontani* zieht nämlich meist Gyttja-Boden vor und wächst auch heute nur an derjenigen Stelle ausserhalb der Landzunge, wo der steinige Boden von einer dicken Gyttja-Schicht bedeckt ist. Der höchste plateauartige, d. h. der heute mit Hainvegetation bedeckte Teil (D, E, F, G) der Landzunge war damals bei hohem Wasserstande fast ganz überschwemmt, ausgenommen die höchsten Steinblöcke,

und trug höchst wahrscheinlich eine Hochstaudenvegetation, aber noch keine Bäume oder nur Jungbestand und etwas Gebüsch; die etwa 300 m nördlich davon gelegene, damals noch benutzte Bastion Ungern hatte freies Schussfeld über die Landzunge hinaus nach der Mündung der Lovisa-Bucht. Von Stauden wuchsen auf dem Plateau wahrscheinlich die meisten Arten der heutigen Hochstaudenzone: *Thalictrum flavum*, die heute in H reichlich ist, aber auch in C eingestreut ist, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Stachys palustris*, *Angelica silvestris*, *Peucedanum palustre*, *Chaerophyllum silvestre* und *Valeriana officinalis*. Die in C heute dominierende und auch in H reichlich vorkommende *Ulmaria pentapetala*, fehlte aber wahrscheinlich der damaligen Hochstaudenvegetation. Diese von *Alnus glutinosa* wohl am meisten abhängige Art hat sich wahrscheinlich mit *Alnus* zusammen eingefunden.

Von Baumarten war *Alnus glutinosa* wohl die erste, die sich einfand, und zwar höchstwahrscheinlich dieselben Individuen, die heute noch dort stehen (Karte D). Sie sehen nämlich alle ziemlich gleichaltrig aus. Natürlich sind vielleicht nicht alle Stämme Primärstämme; es können ja auch Basaltriebe herangewachsen und die Primärstämme abgestorben sein. Viele Stammgenerationen können jedoch einander nicht abgelöst haben, da die damit fast stets verbundene Basalhügelbildung noch nicht begonnen hat.[1]) Die übrigen Baumarten der *Alnus*-Zone, die übrigens alle charakteristische Begleiter von *Alnus glutinosa* sind (vgl. Kujala 1924, S. 140), haben sich wahrscheinlich nach dieser Art eingefunden, jedenfalls sind die jetzigen Individuen durchweg jünger als die *Alnus*-Baumgruppen. Sie bilden die untere Baumschicht: *Prunus padus* (am reichlichsten), *Rhamnus frangula*, *Sorbus aucuparia* (wenige buschartige Indiv.) und *Acer platanoides* (wenige junge Bäume). Ungefähr gleichzeitig

[1]) Diese Hügel entstehen nämlich aus den Stümpfen toter Stämme derart, dass die aus Basaltrieben hervorgegangenen neuen Stämme die morschen Stümpfe mit ihren Wurzeln ausfüllen und mit Laubhumus bedecken. H. Paul (1906), der diese Erscheinung zuerst beschrieben hat, glaubte dass Abholzung die Ursache derselben sei. Nach Kujala (1924, S. 217—220) tritt jedoch die Basalhügelbildung auch ohne Zutun des Menschen regelmässig ein.

hat sich wahrscheinlich die Strauch-Schicht entwickelt: *Ribes alpinum* (reichlich), *R. rubrum* (einige Büsche), *R. nigrum* (desgl.) und *Rubus idaeus* (spärlich am W-Rande). Die Bäume und Sträucher der *Sorbus aucuparia-Prunus padus*-Zone (Karte E, G) haben sich wohl ebenfalls später als *Alnus* eingefunden. Über die Baumschicht vgl. S. 376. Untere Baumschicht (licht): *Prunus padus, Rhamnus frangula* und junge *Acer platanoides*-Bäume. Strauchschicht: dieselbe wie in der *Alnus*-Zone, ausserdem *Viburnum opulus* (zwei grosse Büsche in der Südecke, und *Caragana arborescens* (desgl. am W-Ende, subspontan).

Von den Kräutern des Haines, die die ursprünglichen Hochstauden allmählich verdrängten, fand sich wohl *Ulmaria pentapetala* am ersten ein. Die Art gewann festen Fuss namentlich auf der Seeseite der *Alnus*-Stämme (Karte C, H) bis zur *Carex gracilis*-Zone, die inzwischen seewärts gewandert war (Karte B, I), aber verbreitete sich auch über die lichteren Stellen des Haines landeinwärts von den *Alnus*-Stämmen. Es ist wohl häufiger darauf hingewiesen worden, dass die *Ulmaria pentapetala-Soz.* gerade die Lichtungen und Ränder der *Alnus glutinosa*-Uferbestände zu bewohnen pflegt. An den schattigsten Stellen des Haines fanden sich wahrscheinlich zuerst andere Kräuter ein, die sich dann im Laufe der Jahre, bei der Ausbreitung des Schattens, über das *Ulmaria pentapetala*-Gebiet auf Kosten dieser Art landeinwärts verbreiteten — die einzigen Stellen des Haininneren, wo *Ulmaria* sich bis heute hat erhalten können ist eine Lichtung (F, in der Mitte der Karte)[1]) und am Ostrande des Haines (Karte F, unten). Von den betreffenden Schattenkräutern ist *Paris quadrifolia* die wichtigste. Sie bildet zusammenhängende Flächen zwischen den hier ziemlich dicht stehenden Steinen. Die übrigen Schattenkräuter sind: *Melica nutans* (auch auf einigen grösseren, mit Laubhumus bedeckten Steinblöcken), *Urtica dioica* (wenige Bestände in der N-Ecke), *Angelica silvestris* (vereinzelt), *Chaero-*

[1]) Es ist dies kein Aushau; Baumstümpfe fehlen nämlich vollständig; unter der von *Ulmaria* bewohnten Laubhumusschicht finden sich dicht aneinander schliessende Steine, die offenbar die Entstehung der Baumvegetation verhindert haben.

phyllum silvestre (desgl.) und *Fragaria vesca* (auf dem Humus zweier Steine). Unter und in der Nähe der Ahorn-bäume bilden die Ahornkeimlinge geschlossene reine Bestände, indem die Primärblattpaare fast zusammenhängende waagerechte Laubflächen bilden.[1])

II. DIE SUKZESSION DER MOOSVEGETATION.

Auf den besonnten, vom Hochwasser nicht mehr erreichten Steinblockflächen dominierte höchst wahrscheinlich *Hedwigia albicans* auf der noch baumlosen Landzunge, wie noch heute in der baumlosen Hochstaudenzone (Deckungsgrad 50—95 %). Vielleicht wurde sie aber schon damals durch andere Arten beeinträchtigt. Hierfür spricht die Beobachtung, dass in der heutigen Hochstaudenzone die dichtwüchsigen Bestände von *Hypnum cupressiforme* und *Rhacomitrium ramulosum* sowie die Flechte *Parmelia saxatilis* sich hie und da zwischen *Hedwigia* eingenistet haben. Weniger gefährlich waren wahrscheinlich die weniger dichtwüchsigen, heute nur ganz vereinzelt auftretenden *Drepanocladus uncinatus*, *Grimmia Mühlenbeckii* und *Gr. ovalis*. Wie dem auch sei, so wurde *Hedwigia* jedenfalls von anderen Arten verdrängt, als die Lebensbedingungen sich stark veränderten. Schon eine Humusanhäufung in flachen Vertiefungen der Steine kann wirksam gewesen sein; in einer solchen Vertiefung habe ich einen Mischrasen von *Hypnum cupressiforme*, *Bryum elegans* und *Hedwigia albicans* gefunden, wo die letztere schon ziemlich zerstreut war. Eine bedeutend wirksamere Veränderung brachte aber das Auftreten und Heranwachsen der Schatten und Laubstreu gebenden Bäume mit sich; man kann noch heute an den Steinblöcken des Hain-

[1]) Die Keimlingbestände erinnern in dieser Beziehung an die »*Anemone*-Lebensform» (vgl. LIPPMAA 1933, S. 80 und 147), zu der u. a. *Paris quadrifolia* gehört, oder an die nahe stehende »*Trillium*-Lebensform» (l. c.). Und die Ähnlichkeit wird noch schlagender durch das jährliche Wiederkehren der Laubfläche an derselben Stelle; es sterben nämlich fast alle Keimlinge im Winter und aus der dichten Herbstbesamung entsteht im Frühling eine neue »Laubfläche».

randes beobachten, wie die dichten, schwellenden Rasen von *Hypnum cupressiforme* und *Grimmia Hartmanii*, dem von Jahr zu Jahr sich ausbreitenden Laubschatten folgend, über *Hedwigia* hinwegwachsen. Weiter nach innen unter dem *Alnus*-Kronendach ist *Hedwigia* schon vollständig überwachsen, bis auf wenige, lockere in die neue Moosdecke eingemischte »Besen», ohne Berührung mit dem Stein. Den beiden dominierenden Arten sind bisweilen noch *Brachythecium reflexum*, *Br. salebrosum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Paraleucobryum longifolium* und *Dicranum scoparium* zugesellt. Unter den Kronen der übrigen Laubbäume hat *Hedwigia* ebenfalls anderen Moosen Platz gemacht, unter denen sich stets *Grimmia Hartmanii* befindet. Dagegen ist *Hypnum cupressiforme*, sogar an den grössten Steinen, bedeutend seltener. Statt dessen treten *Brachythecium*-Arten reichlicher auf, namentlich *Br. reflexum* aber auch *Br. salebrosum* und *Br. populeum*, weniger häufig *Br. velutinum*. Häufig, aber fast nie dominierend ist *Drepanocladus uncinatus*. Auf dem grössten Stein wächst ausserdem etwas *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Paraleucobryum longifolium*, *Dicranum scoparium* und *Climacium dendroides*, ein Zeichen dafür, dass die Laubhumusdecke schon ziemlich dick ist. Auf ein paar anderen grossen Steinen mit dicker Laubhumusschicht ist die Moosvegetation zum grossen Teil verschwunden; statt dessen haben sich *Melica nutans* und *Fragaria vesca* eingefunden.

An den niedrigen, von den Hochstauden beschatteten und vom Hochwasser überschwemmten Steinen und Steinpartien war die Moosvegetation auf der noch baumlosen Landzunge wohl ebenfalls dieselbe wie in der heutigen baumlosen Hochstaudenzone: *Orthotrichum Arnellii* (in lockeren einander selten berührenden, aber fast stets zufindenden »Kissen»; Deckungsgrad 10—30 %), *O. speciosum* (vereinzelte »Besen» an wenigen Steinen), *Grimmia apocarpa*, *Gr. Hartmanii* und *Hedwigia albicans* (alle drei meist in vereinzelten »Besen», aber an vielen Steinen) *Drepanocladus uncinatus* (an mehreren Steinen, aber stets spärlich und schwach entwickelt). Flechten fehlen oder sind sehr spärlich. Von den aufgezählten Arten fehlten jedoch vielleicht ursprünglich *Orthotrichum speciosum*, die wahrscheinlich erst später von den Bäumen zu einigen Steinen der Hochstaudenzone ge-

langt ist, und das ausgeprägte »Steinhumus-Moos» *Grimmia Hartmanii*. Dieselbe Vegetation hat sich unter den *Alnus glutinosa*-Kronen noch erhalten. Sie ist hier stellenweise sogar üppiger entwickelt (*Orthotrichum Arnellii* ist dichter gestellt, Deckungsgrad bis 80 %) als in der Hochstaudenzone, findet sich aber nur an solchen Steinen und Steinpartien, die noch vom Hochwasser überschwemmt werden. Im Haininneren, wo keine Steine mehr vom Hochwasser erreicht werden, ist auch an den niedrigen flachen Steinen die ursprüngliche Moosvegetation durch eine andersartige ersetzt oder vom Fallaub gänzlich verschüttet worden; nur an wenigen senkrechten Steinflächen hat sie sich erhalten können. Verhängnisvoll für sie war also nicht der Baumschatten, sondern das Ausbleiben der Überschwemmung und das Fallaub, welches die Ansiedlung einer Humus liebenden Vegetation beförderte. Die neue Vegetation besteht fast an allen betreffenden Steinen aus *Brachythecium reflexum* und *Grimmia Hartmanii*, an wenigen dominiert *Hypnum cupressiforme* oder *Mnium cuspidatum*, an zwei *Brachythecium populeum*. Häufig beigesellt, aber nie dominierend ist *Drepanocladus uncinatus*. Folgende Arten habe ich an 1—3 Steinen als unbedeutende Beimischungen gesehen: *Brachythecium velutinum*, *Br. salebrosum*, *Pterygynandrum filiforme* var. *decipiens*, *Thuidium abietinum*, *Climacium dendroides*, *Hedwigia albicans*, *Paraleucobryum longifolium*, *Orthotrichum speciosum*, *O. Arnellii* und *Barbilophozia barbata*.

Die Moosvegetation an den Bäumen der Landzunge macht den Eindruck einer beginnenden Besiedlung, sie kann also noch keine Sukzession durchgemacht haben. Da ihr heutiger Zustand als Ausgangspunkt für zukünftige Beobachtungen über ihre weitere Gestaltung dienen kann, gebe ich hier eine Beschreibung. Von den zahlreichen *Alnus glutinosa*-Bäumen tragen nur fünf — die zwei isolierten Stammgruppen und drei Stämme auf der Landzungenspitze — spärlich Moose und zwar nur am Fusse: *Drepanocladus uncinatus* und *Amblystegium serpens* (an allen fünf), *Brachythecium curtum* (an zwei). Die Spärlichkeit der Moose hängt hier wohl damit zusammen, dass fast alle *Alnus*-Stämme am Fusse vom Hochwasser erreicht werden. Dass oberhalb des Fusses keine Moose vorkommen, ist ja für *Alnus* überall charakteristisch; man pflegt dort nur Flechten

zu finden. An allen übrigen Baumarten der Landzunge finden sich Moose sowohl am Fusse als höher oben am Stamme, wenn auch hier noch spärlich. Am Fusse: ein zusammenhängender Teppich, in dem solche Moose dominieren, die auch an niedrigen Steinen der Haine wachsen — eine Erscheinung, die schon manchem aufgefallen ist —; es sind dies ja eigentlich Laubhumus-Moose, die wegen der Konkurrenz mit den Gefässpflanzen nur an dem Humus der Steine und am Fusse der Bäume auftreten können: *Brachythecium reflexum* (an 35 % der Stämme), *Br. salebrosum* (an 25 %), *Amblystegium serpens*, *Hypnum cupressiforme*, *Drepanocladus uncinatus* (eigentlich Ubiquist), *Thuidium abietinum*, *Mnium cuspidatum* und *Grimmia Hartmanii* (alle an 1—3 Stämmen). Weiter finden sich am Fusse: das Schattenmoos *Radula complanata* (an 20 % der Stämme), das sowohl an Baumrinde als an senkrechten Felsflächen wächst, und einige eigentliche Rindenmoose, die jedoch gelegentlich auch an Steinen angetroffen werden: *Pylaisia polyantha* (an 35 % der Stämme, aber nur an wenigen dominierend), *Homomallium incurvatum*, *Leskeella nervosa* und *Hypnum pallescens* (je an einem Baum und nicht dominierend), *Orthotrichum speciosum* (sehr spärlich an zwei Stämmen) und schliesslich noch *O. Arnellii* (wenige »Kissen» an einem Stamm), das nur an Steinen reichlich aufzutreten pflegt, aber in der Gegend von Lovisa auch an zahlreichen Bäumen vorkommt, wenn auch stets sehr spärlich.[1]) Oberhalb des Fusses, von dort an, wo der

[1]) Eine zufällige Erscheinung ohne Bedeutung für die künftige Gestaltung der Moosvegetation der Bäume, aber von grossem ökologischen Interesse, ist das Vorkommen zweier ausgeprägter Epipetria am Fusse zweier Bäume an der Hochwassergrenze: *Grimmia apocarpa* (in wenigen »Besen» an einer *Sorbus aucuparia*) und *Hedwigia albicans* (einige Sprosse an *Acer platanoides*); jene stammt wahrscheinlich aus Sporen, die in dem vom Hochwasser in den Rindenritzen zurückgelassenen Schlamm gelangt sind, und diese ist nachweislich von einem dicht dabei stehenden Stein auf den Stamm hinübergewachsen und lebt dort gewissermassen als selbständig gewordener Ableger weiter. Es kann also der beblätterte *Hedwigia*-Spross auch an Baumrinde gedeihen. Dass die Art fast nie an Rinde angetroffen wird, hängt also mit Störungen in der Keimung und Protonemaentwicklung zusammen, denn von den Sporen haften sicherlich grosse Mengen an der Baumrinde.

Einfluss des Laubhumuses aufhört (etwa in ½ m Höhe) bis zu einer Höhe von etwa 3 m finden sich folgende Moose: *Orthotrichum speciosum* (fast an allen Stämmen, wenn auch spärlich), *O. Arnellii* (an fast 75 % der Stämme, aber immer nur in ganz wenigen »Kissen») *O. affine* (wenige »Besen» an einem Stamm), *Stroemia obtusifolia* (sehr spärlich an zwei Stämmen), *Pylaisia polyantha* (an etwa 20 % der Bäume, an zwei reichlich) und *Radula complanata* (an wenigen der am meisten beschatteten Stämme).

III. ÜBER DIE MUTMASSLICHE ZUKÜNFTIGE GESTALTUNG DER VEGETATION.

Wenn der Mensch nicht in die Gestaltung der Vegetation eingreift, wird die *Carex gracilis*-Zone sicherlich auch zukünftig weiter wandern und die Hochstaudenzone sich verbreitern, bis der annähernd waagerechte, fast steinfreie Gyttja-Boden der Lovisa-Bucht trocken gelegt ist. Dann wird sich die Vegetation allmählich anders gestalten. Die *Alnus glutinosa*-Zone ist aber überhaupt nicht gewandert und wird sich auch in der nächsten Zukunft nicht verschieben; wenigsten habe ich keine jungen Bäume in der Hochstaudenzone angetroffen, obgleich man solche an anderen Küsten häufig sieht. Nach Keimlingen habe ich leider nicht gesucht, solche werden aber sicherlich zu finden sein. Ihre Weiterentwicklung wird aber wahrscheinlich von den Hochstauden verhindert. Die Bäume der primären *Alnus*-Zone werden, infolge des sinkenden Grundwassers, allmählich vertrocknen; schon jetzt kann man beobachten, wie einzelne Bäume bei dem niedrigen Wasserstande, der im Mai und Anfang Juni zu herrschen pflegt, stark leiden; sie entwickeln ihr Laub erst Ende Juni, wenn das Wasser wieder gestiegen ist. Die Moosvegetation der flachen Hainsteine wird, wenn die Laubhumusschicht genügend dick geworden ist, von den Gefässpflanzen allmählich verdrängt werden, aber diejenige der Baumrinde wird an den immer umfangreicher werdenden Stämmen neue Flächen erobern; namentlich *Orthotrichum speciosum* und *Pylaisia polyantha* werden sich ausdehnen.

LITERATUR.

BRENNER 1921, Växttopografiska studier i Barösunds skärgård. Acta Soc. F. Fl. Fenn. *49*, no 5. — HÄYRÉN 1902, Studier öfver vegetationen på tillandningsområdena i Ekenäs skärgård. Ibid. *23*, no 6. — 1914, Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. Ibid. *39*, no 1. — KUJALA 1924, Tervaleppä (Alnus glutinosa (L.) Gaertn.) Suomessa. Diss. — LEMBERG 1933, Über die Vegetation der Flugsandgebiete an den Küsten Finnlands I. Teil Die Sukzession. Act. Bot. Fenn. *12*. — LIPPMAA 1933, Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni põhijooni. Act. Inst. et Horti Botanici Univers. Tartuensis (Dorpatensis) *3*, fasc. 4. — NIKANDER 1930, Lovisa stads historia I. 1745—1808. — PALMGREN 1912, Hippophaës rhamnoides auf Åland. Act. Soc. F. Fl. Fenn. *36*, no 3. — PAUL 1906, Die Schwarzerlenbestände des südlichen Chiemseemoores. Naturw. Zeitschr. Forst- u. Landw. *4*, S. 377—399. — VAHERI 1932, Jyväsjärven kasvillisuus. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *3*, no 1. — WITTING 1922, Le soulèvement récent de la Fennoscandie, Geogr. Ann. *4*, S. 483.

Ein Apparat zum Auffangen von Kleintieren des Meeressandes.

Von

Tor G. Karling.

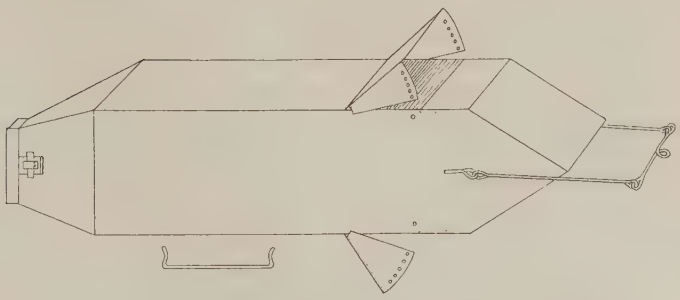
Während einiger Sommer habe ich Gelegenheit gehabt an der zoologischen Station in Tvärminne Untersuchungen über die Microfauna, in erster Linie die Sandfauna, des Meeresbodens anzustellen. Diesem Biotop ist in letzter Zeit mehrererseits Aufmerksamkeit zugewandt worden, und wiederholt hat man seinen ungeahnten Reichtum an Tierformen konstatiert. Ich begnüge mich in diesem Zusammenhang mit einem Hinweis auf die in der Kieler Bucht ausgeführten Untersuchungen (Remane 1933).

Beim Fangen der Kleintiere des Meeresbodens hat man sich neuerdings viel der »Schlittendredge» Mortensens (1925) bedient, und vielerseits ist dieser Apparat für Untersuchungen dieser Art warm empfohlen worden. Mortensen sagt selbst: ». . . But for the qualitative study of the smaller organisms of the sea bottom the present apparatus will, I think, be as indispensable as is the dredge or trawl for the qualitative study of the larger organisms of the sea bottom. . .» und seine Vermutungen haben sich auch in der Hauptsache bestätigt. Mortensen hat dazu gefunden, dass sich der Apparat auch zum Arbeiten auf Sandboden gut eignet — allerdings gerät hierbei immer etwas Sand in den Fangsack hinein.

In Tvärminne hat man sich ebenfalls eines Mortensenschen Apparats bedient, und wenigstens was den Schlammboden anbelangt, glaube ich mich Remane anschliessen zu können, wenn er sagt: »Ausgezeichnete Resultate liefert dagegen die von Mortensen beschriebene Schlittendredge», obgleich ich selbst auf Schlammboden nur wenig gearbeitet habe. Auf Sandboden, insbesondere wo der

Detritusgehalt gering und der Sand von einer gröberen Beschaffenheit ist, sind die Resultate indessen nicht befriedigend gewesen, davon herrührend, dass nur die Oberflächenformen, die, wie schon Remane (1933) gefunden hat, »... hier nur einen Bruchteil der Gesamtfauna ausmachen», vom Apparat aufgenommen werden. Hierzu kommt noch, dass viele Sandformen bekanntlich (s. z. B. Meixner 1929; Remane 1933) mit Haftorganen ausgerüstet sind, vermittels welcher sie sich an die Sandkörnchen befestigen und in dieser Weise gleich nach der Aufwühlung der Oberflächenschicht wieder zu Boden sinken, genau wie Remane beim Abschlämmen von Sand zur Erbeutung von Gastrotrichen beobachtet hat. Das von Remane (1927) beschriebene Verfahren zum Fangen von Sandformen der Gastrotrichen ist von mir, in erster Linie mit Hinsicht auf die Turbellarien, mit Erfolg praktisiert worden, die Frage ist aber, wie man am besten die gewünschten Sandschichten erhalten soll. Eine Dredge füllt sich gewöhnlich gleich und nimmt Bodenschichten von unkontrollierbarer Stärke auf. Mit quantitativen Bodengreifern (z. B. Blegvad 1933; Ekman 1933) erhält man, wie auch Mortensen hervorhebt, ein für qualitative Untersuchungen höchst unzureichendes Material, oft aus unnötig tiefen Schichten. In der Tiefe von 3—4 cm ist der Boden im allgemeinen schon arm an Kleinformen, was man oft bei Proben im Sammelglas feststellen kann. Dagegen beherbergen gerade die allerobersten, unmittelbar unter der Bodenoberfläche gelegenen Schichten — tiefer bei Bodenarten mit beträchtlicherer Porosität — die grösste Formenvielfalt. Nach Versuchen mit einigen verschiedenen Apparaten habe ich nun einen neuen konstruiert, den ich hier unten beschreiben will.

Der Apparat, den ich einen Bodenhobel nennen möchte, stellt einen platten Kasten aus galvanisiertem Eisenblech dar. An seinen beiden Gleitflächen ist der Apparat mit je einem um eine Achse drehbaren Hobelmesser versehen. Es ist also gleichgültig, auf welche Seite sich der Apparat legt. Die beiden Seitenränder der Hobelmesser sind aufgeknickt und vorn an den Kanten in regelmässigen Abständen durchlöchert; diese Löcher entsprechen genau zweier Durchbohrungen an jeder Seite des Kastens. Hierdurch lässt sich die Weite der vom Hobelmesser beschirmten Öffnung beliebig ändern und die Lage



der Messer mittels eines in der Figur neben dem Apparat sichtbaren Drahthaken fixieren. Es hat sich als nötig erwiesen die Messer sowie die Gleitflächen des Kastens vor den Hobelöffnungen speziell zu verstärken (in der Fig. durch punktierte Linien angedeutet) um Verbeulungen des Materials beim Arbeiten in grobem Sand zu verhindern. Die Proportionen des Apparats lassen sich nach Bedarf richten. Der von mir benutzte hatte eine Bodenfläche von 20×30 qcm und eine Höhe von 10 cm; die Weite der Messeröffnung ist zwischen 0.5 und 3 cm einstellbar. Hinten ist der Apparat mit einem verschliessbaren Entleerungstrichter versehen. Auf etwas grösseren Tiefen ist es nötig vorn am Apparat einige Gewichte anzuhängen, eventuell auch an der Zugleine selbst.

Die praktische Erfahrung hat gezeigt, dass der Apparat ganz langsam den Boden entlang zu ziehen ist, am liebsten ruckweise, damit nicht die Öffnung etwa durch den sich anhäufenden Bodensand geschlossen wird. Beim Einholen des Apparats hält man ihn am Tragebogen aufrecht im Wasser bis zu den Messeröffnungen eingetaucht. In dieser hängenden Lage sammelt sich der im Apparat befindliche Sand in den Sammeltrichter. Gewünschtenfalls kann man aus der Messeröffnung das trübe Wasser abgiessen und es besonders untersuchen; in der Regel wird man es aber ziemlich leblos finden. Das beste ist, man lässt das Wasser durch den Sammeltrichter in einen Eimer ablaufen, aus welchem dann eine Ausportionierung in Gläser geschehen kann.

Ich hatte im Sommer 1936 während einiger Wochen Gelegenheit, den oben geschilderten Apparat auf verschiedenen Bodenarten versuchs-

weise anzuwenden. Auf Schlammboden kann er mit dem Mortensenschen nicht konkurrieren, denn es entsteht in ihm eine Wasserzirkulation, durch deren Einwirkung sicherlich ein Teil des leichten Fangmaterials durch die obere Öffnung wieder aus dem Kasten hinausgetrieben wird, und die dem Apparat in den Weg kommenden, zum Teil allerwertvollsten obersten Bodenschichten werden recht wahrscheinlich aufgewirbelt und gehen so verloren. Auf Sandboden, auch in detritusreichem Sand, haben sich dagegen recht gute Ergebnisse erzielen lassen. Speziell in der Brandungszone, wo der Sand hart zusammengepresst ist, erhält man mit dem Apparat recht rasch eine beträchtliche Sandmenge von einer gleichmässig starken Oberflächenschicht. Es stellt sich recht bald heraus, dass für den groben Sand die Hobelspalte weiter geöffnet sein muss.

Obwohl die Microfauna des Meeressandes bei Tvärminne in bezug auf ihren Artenreichtum weit hinter derjenigen der Kieler Bucht zurücksteht, beherbergt sie dessenungeachtet eine schier verblüffende Fülle von Formen vornehmlich aus folgenden Gruppen: *Ciliata, Turbellaria, Gastrotricha, Kinorhynchia, Nematoda, Polychaeta, Mollusca, Copepoda, Halacarida.* So kann erwähnt werden, dass die früher nur durch einen Zufall gefundenen Polychaeten *Pygospio elegans* und *Haplobranchus balticus* als Charakterarten auf einer bestimmten, detritusreichen Bodenart auftreten. Ferner habe ich hier zwei Formen der *Kinorhynchia* gefunden. Unter den Turbellarien spielen auch hier die Kalyptorhynchien eine wichtige Rolle. Eine *Gnathorhynchus*-Art verleiht einem Bodentyp ihr Gepräge, eine *Cicerina*-Art einem anderen. Die grossen Sandbiozönosen-Haupttypen Remanes finden auch hier ihre modifizierten Gegenstücke.

Es ist möglich, dass der Apparat sich nicht als geeignet auf solchen Stellen erweist, wo auch die Macrofauna des Sandbodens reich ist, wie in Meeren mit höherem Salzgehalt. Wo aber die Microfauna des Sandes das dominierende Element bildet, wie es in den inneren Teilen der Ostsee der Fall ist, glaube ich meinem Apparat eine praktische Bedeutung zuhoffen zu dürfen.

LITERATUR:

Blegvad, H. (1933). Methoden der Untersuchung der Bodenfauna des Meereswassers. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. 9. T. 5.

Ekman, S. (1933). Über einen neuen Bodengreifer für marin-zoologische Zwecke. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 28.

Meixner, J. (1929). Morphologisch-ökologische Studien an neuen Turbellarien aus dem Meeressande der Kieler Bucht. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 18.

Mortensen, Th. (1925). An Apparatus for catching the Micro-Fauna of the Sea-Bottom. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. Bd. 80.

Remane, Adolf (1927). Gastrotricha. Die Tierwelt d. Nord- u. Ostsee. Lief. 10.

—»— (1933). Vergleichung und Organisation der benthonischen Microfauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunt. N. F., Bd. 21, Abt. Kiel.

Zur Kenntnis der auf den Eulen in Finnland lebenden Analginen.

Von

Fr. Lönnfors.

In der Vogelfauna Finnlands ist die Ordnung Strigores von folgenden 10 Arten repräsentiert:

Nyctea nyctea (L), Eule, *Surnia u. ulula* (L), Sperbereule, *Glaucidium p. passerinum* L, Sperlingskauz, *Aegolius f. funereus* (L), Rauchfusskauz, *Bubo b. bubo* (L), Uhu, *Asio o. otus* (L), Waldohreule, *A. f. flammeus* (Pontopp.) Sumpfeule, *Strix nebulosa lapponica* Thunb., Lapplandseule, *S. u. uralensis* Pall., Uraleule, *S. a. aluco* L, Waldkauz.

Die meisten von ihnen sind Stand- und Strichvögel, denn nur die Sumpfeule und Waldohreule gehören zu den Zugvögeln.

Nach Canestrini und Kramer[1]) sind auf den Striges in Europa folgende Analginen angetroffen worden:

Megninia aluconis (Buchh.)
Megninia strigisoti (Buchh.)
Protalges attenuatus (Buchh.)
Pterolichus (*Eupterolichus*) *parallelus* Megn. & Trt.
Pterolichus (*Eupterolichus*) *longiventer* Megn. & Trt.
Pterolichus (*Eupterolichus*) *eventratus* Megn. & Trt.
Pterolichus (*Krameria*) *lunulatus* (Haller)
Pterolichus (*Krameria*) *lunulatus* var. *major* (Haller)
Pterolichus (*Krameria*) *lunulatus* var. *lyra* (Can.)

Die drei letzten in dem Verzeichnis erwähnten Analginen, die nur zufälligerweise auf Tagesvögeln leben, werden in oben citierter Arbeit folgendermassen beschrieben:

---

[1]) Canestrini-Kramer: Demodicidae und Sarcoptidae Berlin 1899.

Pterolichus (K.) *lunulatus* (Haller) ♂. Abd. seitlich in 2 halbmondförmige, nach innen gekehrte Fortsätze verlängert; zwischen den Fortsätzen 2 deutliche, durch eine Einbuchtung getrennte Höcker sichtbar, jeder Höcker mit 3 Borsten besetzt. ♂ 340—380 μ l., 230—260 μ br.; ♀ 420 μ l., 320 μ br. Auf Arten der Fam. Strigidae. Europa.

1 α. *P.* (*K.*) *lunulatus* var. *major* (Haller). Höcker des Hinterrandes des ♂ den seitlichen Fortsätzen sehr genähert, mittlere Einbuchtung sehr schwach. — Grösse und Aufenthalt wie beim Typus.

1 β. *P.* (*K.*) *lunulatus* var. *lyra* (Can.). Höcker am Hinterrand des ♂ mit den seitlichen Fortsätzen verschmolzen, daher jederseits nur eine abgerundete Ecke vorhanden. Mittlere Einbuchtung breit, aber nicht tief. — Grösse und Aufenthalt wie beim Typus.

In vorstehender Charakteristik sind, wie ersichtlich, die Körperdimensionen des Männchens sehr variierend. Die grosse Amplitude deutet m. E. darauf hin, dass der Typus kollektiv behandelt worden ist. Berlese [1]), der auch sämtliche obenerwähnte Analginen auf Striges angetroffen hat, vereinigt die übrigen Varietäten unter zwei Rubriken, die er folgenderweise charakterisiert:

Pterolichus (*Crameria*) *maior* Haller et *varietates varietas maior.* Mas cornubus abdominis bene evolutis, externum apice acutum, runcatum, externe bipilum, internum apice duplex, subhyalinum, tripilum. Disculi copulationis minuti, claviformes.

Aliae varietates intermediae.

Mas abdomine postice rotundato-truncato; angulis rotundatis, sexpilis, in medio vix sinuato. Disculi copulationis rotundi, sexiles, intersese valde appressi.

Mas abdomine angulis latero-posticis in cornu unicum productis, cornu externe bipilum. Ceterum marginis postici inter cornu undulatum, utrinque tripilum. Disculi copulationis rotundi, sexiles intersese valde discreti.

Varietates haec aliaeque simul commixtae super Striges obviae sunt.

In Finnland sind auf Striges folgende Analginen angetroffen worden:

[1]) Antonio Berlese: Ordo Cryptostigmata (Sarcoptidae) Portici 1882—1897.

Megninia aluconis (Buchh.) gefunden auf dem Rauchfusskauz. Helsingfors (A. Boman) Herbst 1889. *Megninia strigisoti* (Buchh.) angetroffen auf dem Uhu. Helsingfors (Forsell) Frühling 1891. *Megninia picimajoris* (Buchh.)[1]) gefunden auf dem Rauchfusskauz. Helsingfors (A. Boman) Herbst 1889. *Protalges attenuatus* (Buchh.) angetroffen auf dem Uhu. Helsingfors (A. Boman) 28. II. 1889. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *bubonis* n. sp. gefunden auf dem Uhu Helsingfors (Dickursby) (Fr. Lönnfors) 21. X. 1925. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. oti n. sp. angetroffen auf der Waldohreule Viborg (Fr. Lönnfors) 8. IX. 1914. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *flammei* n. sp. gefunden auf der Sumpfeule; Helsingfors (Fr. Lönnfors) 5. X. 1925. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *aluconis* n. sp. angetroffen auf dem Waldkauz. Viborg (Fr. Lönnfors) 12. V. 1914.

In diesem Verzeichnis, das keineswegs beansprucht komplett zu sein, fällt es auf, dass die Anzahl der Varietäten von *Pterolichus lunulatus* besonders gross ist. Dass diese meines Wissens nicht früher beschrieben worden sind, deutet darauf hin, dass es sich hier wahrscheinlich um lokale, nordische Varietäten handelt, deren respektive Wirttiere grösstenteils, wie bereits erwähnt, in Finnland vorkommen.

Fig. 1. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *bubonis* ♂ 110 × vergr. Foto E. Nordström.

Im folgenden werden die neuen Varietäten der Reihe nach laut des Verzeichnisses beschrieben. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *bubonis* n. sp.

Diese Varietät (Fig. 1) erinnert lebhaft an diejenige, die Berlese unter der Rubrik *Pterolichus (Carmeria) maior* Haller et *varietates varietas maior* beschreibt und deren Charakteristik oben wiedergegeben wurde. Die auffal-

[1]) Diese, wie auch verschiedene *Proctophyllodes* (Robin)-Arten, die der Verfasser auf Striges gefunden hat, sind warscheinlich als zufällige Arten, vielleicht als Infektionen der Beute zu betrachten.

lendste Verschiedenheit liegt in der Länge des inneren Höckers. Mit ihren dreigezähnten hyalinen Brämen bilden diese Höcker die hervorragendsten Teile des Abdomens. Die kraniale Schulterborste ist bedeutend länger und gröber als die kaudale.

Mas. Länge 364 μ, Breite 238 μ. Idiosomalänge 0.333 mm. Femina unbekannt. Weil diese Form auf *Bubo b. bubo* (L), angetroffen ist schlage ich den Nahmen *Pterolichus* (K) *lunulatus* var. *bubonis* vor.

Pterolichus (K.) *lunulatus* var. *oti* n. sp. Diese Varietät (Fig. 2) ist die grösste von allen bekannten *Pterolichus* (K.) *lunulatus*-Arten und weicht am meisten von dem Typus ab. Mas. Die Epimeren der 1. Vorderbeine stossen nicht zusammen, aber sie sind durch Querleisten mit den Epimeren der 2. Vorderbeine vereinigt. Die stempelförmigen Analnäpfe sind sehr weit nach hinten gerückt und 3 eigene Durchmesser von einander entfernt. Der Penis ist sehr lang und erreicht beinahe die Ausbuchtung des Hinterrandes. Das Abd. seitlich in zwei kleine halbmondförmige Fortsätze verlängert. Zwischen den inneren, deutlichen Höckern verläuft eine breite, in der Mittellinie eingeschnittene hyaline Membran.

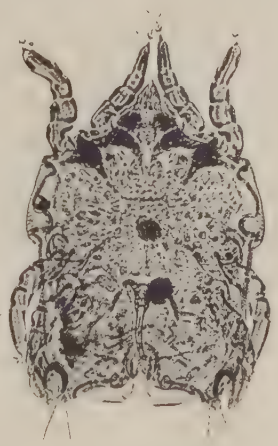


Fig. 2. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *oti* ♂ 119 × vergr.

Mas. Länge 420 μ, Breite 304 μ.

Femina. Das seitlich abgerundete Abdomen trägt hinten 2 deutliche Höcker, einjeder mit zwei längeren und 2 kürzeren Borsten. Epigynium schwach bogenförmig. Die Weite zwischen den freien Enden des Epigyniums ist 76 μ und die Höhe des Bogens ist 19 μ. Femina. Länge 476 μ, Breite 333 μ.

Idiosomalänge des Männchens ist 0.380 mm und des Weibchens 0.428 mm.

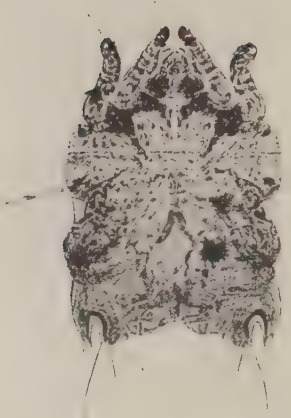


Fig. 3. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *flammei* ♂ 112 × vergr.

Fig. 4. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *flammei* ♀ 112 × vergr.

Diese Form habe ich nur auf der Waldohreule gefunden.

Pterolichus (K.) *lunulatus* var. *flammei* n. sp. Diese Varietät (Fig. 3 u. 4) erinnert an P. (K.) var. bubonis. Der innere Höcker ist doch erheblich kürzer und der Penis doppelt länger. Die Analnäpfe deren Diameter 13 μ ist (während dieses entsprechende Mass bei var. *bubonis* 8 μ ist) sind mehr als vier eigene Durchmesser von einander entfernt. Mas. Länge 362 μ, Breite 270 μ.

Femina. Das seitlich abgerundete Abdomen trägt zwei schwache Andeutungen von Höckern mit vier Borsten, zwei längere und zwei kürzere. Das Epigynium ist bogenförmig. Die Weite zwischen den freien Enden des Epigyniums beträgt 49 μ und die Höhe des Bogens 18 μ. Femina. Länge μ 419, Breite 286 μ.

Die Idiosoma länge des Männchens ist 0.333 mm und des Weibchens 0.377 mm. Sämtliche Stadien: Protonympfa, Tritonympha und Adultus, habe ich auf der Sumpfeule angetroffen.

Pterolichus (K.) *lunulatus* var. *aluconis* n. sp.

Die Epimeren der 1. Vorderbeine stossen teilweise (Fig. 5) in der Mittellinie und auch vorne durch Querleisten mit den Epimeren der 2. Vorderbeine zusammen.

Mas. Die Analnäpfe sind an den Seiten der Analöffnung gelegen, kaum ihren eigenen Durchmesser von einander entfernt. Der Penis ist 32 μ lang und nach hinten an die 2. H. B. gerückt. Das Abdomen seitlich in 2 halbmondförmige, 2 Borsten (eine sehr kurze) tragende Fortsätze verlängert. Zwischen den Fortsätzen sind zwei deutliche Andeutungen zu Höckern sichtbar, jeder mit 3 Borsten besetzt. Die mediale Borste ist die kürzeste, die laterale die längste. Mas. Länge 362 μ, Breite 248 μ. Femina. Die Vulva ist zwischen den Epimeren der 1. und 2. H. B. gelegen. Das flitzbogenförmige Epigynium ist gleich hinter den Epimeren der 2. Vorderbeine gelegen.

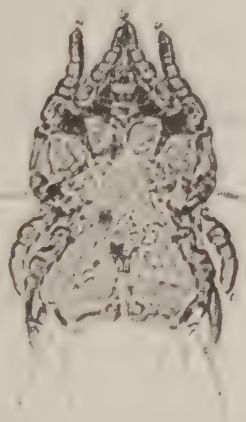


Fig. 5. *Pterolichus* (K.) *lunulatus* var. *aluconis* ♂ 119 × vergr.

Die Weite zwischen den freien Enden des Epigyniums ist 43 μ und die Höhe des Bogens ist 13 μ. Das seitlich abgerundete Abdomen trägt hinten zwei schwache Höcker. Einjeder von diesen ist mit 5 einfachen Borsten (3 kurzen) versehen. Drei von diesen Borsten sind sehr deutlich, 2 dagegen sehr schwer zu entdecken.

Femina. Länge 428 μ, Breite 267 μ. Idiosomalänge des Männchens 0.314 mm und des Weibchens 0.381 mm. Diese Form habe ich nur auf dem Waldkauz gefunden.

Callithamnion sp. (furcellariae vel roseum), eine für Finnland neue Rotalge, in Tvärminne gefunden.

Von

K. J. Boström.

Als ich mich im Sommer 1935 an der Zoologischen Station in Tvärminne (59° 51′ N, 23° 15′ E.) mit Algenuntersuchungen beschäftigte, stiess ich beim Analysieren einer am 2. IX. von etwa 13 m Tiefe heraufgeholten Probe auf eine fremd aussehende Rotalge, die sich bei näherer Untersuchung als zu der Gattung *Callithamnion* gehörend erwies. In Finnland sind Arten dieser Gattung bisher nicht gefunden worden. Als eine sichere Artbestimmung nicht recht gelingen wollte, sandte ich von der Alge eine Probe an Prof. Dr L. Kolderup Rosenvinge. Da aber die Probe steril war, wollte sich Professor Rosenvinge nicht mit Bestimmtheit über die Artzugehörigkeit der Alge äussern, stimmte aber meiner Vermutung bei, es handelte sich vielleicht um *Callithamnion furcellariae* J. Agardh, worauf u. a. auch die Verbreitung dieser Art in der Ostsee ihrerseits am nächsten deutete (vgl. unten).

Im vergangenen Sommer (1936) nahm ich wieder Proben von derselben Stelle, und nun gelang es mir (15. VIII.) mehrere wohlentwickelte Exemplare der Alge, einige zu alledem noch reichlich Tetrasporangien tragend, aufzufischen. Bei der Untersuchung dieser letztgenannten Proben bin ich zu dem Ergebnis gelangt, dass im vorliegenden Fall eventuell auch *Callithamnion roseum* Harvey in Frage kommen könnte.

Nach Lakowitz kommen im Bereich der Ostsee 4 *Callithamnion*-Arten vor, deren Verbreitung sich aber durchweg auf die sog. Westliche Ostsee beschränkt. (Für *C. furcellariae* liegen einige Beobach-

tungen indes auch von der eigentlichen Ostsee vor; vgl. unten.) Von diesen Arten scheiden *C. corymbosum* Lyngbye und *C. Hookeri* Agardh ohne weiteres aus, denn sie weichen in ihrem Bau deutlich von der von mir gefundenen Alge ab. Die Zellen meiner Alge besitzen nur einen Kern, und die Verzweigung ist nicht scheinbar dichotom wie bei *C. corymbosum*. Zweitens strahlen die Äste erster Ordnung nach allen seiten vom Hauptstamm aus, sind also nicht zweiseitig inseriert wie bei *C. Hookeri*. In der Stellung der Äste zweiter und dritter Ordnung lässt sich allerdings eine teilweise Zweiseitigkeit wahrnehmen, dazwischen stehen aber in der Regel Äste in annähernd rechtem Winkel von der Verzweigungsebene der übrigen ab. Ferner ist zu bemerken, dass die von mir gefundenen Pflanzen nur Tetrasporangien besitzen, die nach Rosenvinge (1923, S. 312) bei *C. Hookeri* selten sind; charakteristisch für diese Art sind dagegen die sog. Parasporangien.

Die Merkmale der beiden übrigen Arten — *C. furcellariae* und *C. roseum* — lassen sich hingegen wohl auf die Proben von Tvärminne übertragen, weshalb es recht wahrscheinlich ist, dass wir es hier mit einer dieser beiden Arten zu tun haben. Im folgenden sei versucht, die Artzugehörigkeit des finnischen *Callithamnion* in diesem Sinne näher zu ergründen.

Die beigefügte Karte zeigt die Fundorte von *C. furcellariae* (•) und *C. roseum* (o) in der Ostsee und den umgebenden Gewässern Dänemarks nach der sich auf die Meeresalgenflora dieser Gebiete beziehenden Literatur (Hylmö, Rosenvinge, Kylin, Lakowitz, Reinbold, Reinke, Svedelius). Nahe beieinander gelegene Fundorte, so insbesondere für *C. furcellariae* in den dänischen Gewässern, sind der Klarheit halber nur durch ein gemeinsames Zeichen angegeben. Funde an der norwegischen Küste wurden nicht beachtet.

Wie aus der Karte hervorgeht, beschränkt sich die Verbreitung dieser zwei *Callithamnion*-Arten fast ausschliesslich auf die westliche Ostsee. *C. roseum* ist nur hier angetroffen worden (östlichster Fundort: Darser Ort). Nach Lakowitz ist die Art »weit verbreitet, aber nicht häufig». *C. furcellariae* hingegen weist eine weitere Verbreitung auf und ist zugleich auch häufiger. Die Art wird regelmässig noch in

Verbreitung von *Callithamnion furcellariae* (•) und *C. roseum* (○) in der Ostsee und umgebenden Gewässern Dänemarks. Das Kreuzchen (+) bezeichnet den Fund von Tvärminne.

der Gegend von Bornholm angetroffen. Ausserdem kennt man zwei zerstreute Vorkommnisse ausserhalb des eigentlichen Verbreitungsgebietes: Zoppot in der Danziger Bucht [Artzugehörigkeit nach MARSCHEWIANKA (s. bei LAKOWITZ S. 356) jedoch unsicher, »weil hier nur steril»] und Stedsholm an der schwedischen Ostküste in Småland. An letztgenannter Stelle fand SVEDELIUS ein einziges Exemplar einer Alge, die er in seiner Untersuchung (1901) als *C. byssoideum* beschrieben hat. Nach KYLIN (1907) dürfte es sich indessen hierbei um *C. furcellariae* handeln.

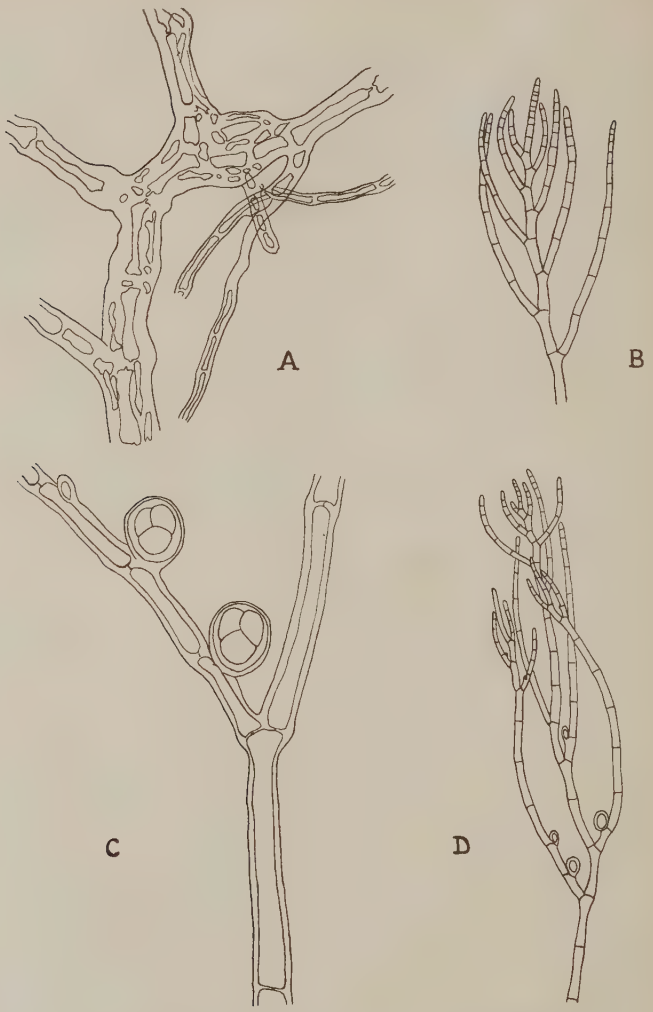
Gemäss der für Meeresalgen allgemein geltenden Regel scheint in erster Linie der geringe Salzgehalt der Ostsee Grenzen für die Verbreitung der *Callithamnion*-Arten zu stellen. *C. roseum* scheint Ansprüche auf einen höheren Salzgehalt des Wassers zu machen als *C. furcellariae*. Nach SCHULZ (s. VÄLIKANGAS) beträgt der Salzgehalt an den Grenzen des Verbreitungsgebietes von *C. roseum* in den Oberflächenschichten etwa 8—10 ‰, bei Bornholm etwas über 7 ‰ und an der Küste von Småland etwa 6 ‰. Nach den Beobachtungen des Institutes für Meeresforschung in Finnland beträgt der Salzgehalt des

Oberflächenwassers bei Tvärminne nur etwa 5.5—6 ‰, in etwa 10 m Tiefe am Standort der Alge unbedeutend mehr, ist also fast der gleiche wie in Småland. Umso grösser aber ist der Unterschied im Vergleich zu den Standorten in der Westlichen Ostsee, wo der Salzgehalt überdies noch in vertikaler Richtung rasch zunimmt.

Obiges spricht sehr für die Wahrscheinlichkeit, dass es sich bei der finnischen Alge um *C. furcellariae* handelt. Doch ist hierbei zu bemerken, dass bei den beiden erwähnten sporadischen Vorkommnissen ausserhalb des eigentlichen Verbreitungsgebietes der genannten Art die Artbestimmung unsicher geblieben ist.

Callithamnion furcellariae und *C. roseum* lassen sich fertil leicht durch die Form der Zystokarpien voneinander unterscheiden. Diese sind bei *C. furcellariae* gelappt, bei *C. roseum* aber rundlich. Bei meiner Alge fehlen sie jedoch völlig. Nach Rosenvinge (1923, S. 344) kommen innerhalb der dänischen Gewässer nur tetrasporangientragende Individuen von *C. furcellariae*, nicht aber solche mit Zystokarpien vor. Über *C. roseum* habe ich diesbezügliche Angaben in der Literatur nicht gefunden. Man ist deshalb im vorliegenden Falle auf andere Merkmale angewiesen. Diese sind durchweg recht relativ und gründen sich darauf, dass *C. furcellariae* im allgemeinen zarter gebaut ist als *C. roseum* und dass bei ersterer die den Hauptstamm am Grunde umgebende Rindenschicht schwach ist oder gar völlig fehlt.

Beim Vergleich der Merkmale dieser beiden Arten und der von mir gefundenen Stücke ergab sich eine grössere Ähnlichkeit mit *C. roseum*. Nach Angaben in der Literatur (Lakowitz) ist der Hauptstamm bei *C. furcellariae* am Grunde höchstens 60—80 μ, bei *C. roseum* dagegen bis 100 μ dick (nach Hylmö 173—184 μ). Die Exemplare aus Tvärminne waren am Thallusgrunde 96—112 μ (eines sogar 128 μ!) dick, mit Rindenzellen in reichlicher Zahl. Noch deutlicher ist der Unterschied in der Grösse der Tetrasporangien. Nach Rosenvinge beträgt sie bei *C. furcellariae* (44)53—79 × 33—51 μ, diesseits des Skagen jedoch nur (44 –)53—65(—67) × 33—42 μ und bei *C. roseum* (60—)70—80(—84) × 45—55 μ (maximal 98 × 74 μ). Entsprechende Masse bei meiner Alge waren 67—76 × 56—61 μ, also erheblich grösser als bei *C. furcellariae* Die Längenmasse ent-



Callithamnion sp. — A. Unterer Teil des Hauptstammes, 90/1. B. Spitze eines Seitenzweiges, 100/1. C. Tetrasporangien mit reifen Tetrasporen, 159/1. D. Ein Thallusstück mit Tetrasporangien, 40/1

sprechen den Durchschnittswerten bei *C. roseum*, die Breite ist aber etwas grösser. Die Form der Tetrasporangien ist bei meiner Alge etwas runder als bei den dänischen. Erhebliche Differenzen weist auch die Grösse der Zellen auf. So sind bei meiner Alge die die Tetrasporangienäste tragenden Zellen durchschnittlich 210 × 31 μ. Nach den Abbildungen bei ROSENVINGE sind diese Zellen bei *C. roseum* (1923, Abb. 245 A und 250 B) etwa 130—200 × 20—33 μ und bei *C. furcellariae* (Abb. 265 A und 266) etwa 60—110 × 7—13 μ. So klein sind bei meiner Alge erst die Tragzellen der apikalsten Verzweigungen wo die Äste noch in Entwicklung begriffen sind!

Auf Grund des obigen und weil die maximalen Masse von *C. furcellariae* von der in Tvärminne gefundenen Alge übertroffen werden, scheint es als läge hier *C. roseum* vor. In bezug auf die übrigen Merkmale sind diese Individuen indes nicht typische Vertreter der genannten Art. Nach ROSENVINGE (1923, S. 333) sitzen die Tetrasporangien bei *C. roseum* an den terminalen Ästen, die also unverzweigt sind. Bei meiner Alge sind jedoch die tetrasporangientragenden Äste wie bei *C. furcellariae* (ROSENVINGE l. c., Abb. 265 und 266) verzweigt, und es können sogar auch an diesen Zweigen Tetrasporangien vorkommen. Weiter hat man sich der zweiseitigen Verzweigung der Äste zweiter und dritter Ordnung zu erinnern, die nach ROSENVINGE bei den *C. furcellariae*-Individuen von Bornholm zu beobachten ist. Auf Grund dieser Tatsachen dünkt es wahrscheinlich, dass vielleicht dennoch ein sehr grosszelliges *C. furcellariae* vorliegt.[1]) Die Grösse der Zellen könnte ja auf eine eventuelle Polyploidie dieser Individuen zurückzuführen sein (vgl. WETTSTEIN), umso verständlicher, als z. B. von HAGERUP und anderen gezeigt worden ist, dass es in ungünstigen Verhältnissen zur Entstehung von polyploiden Pflanzenformen kommt.

Mit Sicherheit lässt sich also vorläufig nicht entscheiden, wie die von mir gefundene Alge zu benennen sei. Ich hoffe in der Zukunft diese Frage klären zu können.

---

[1]) ROSENVINGE erwähnt in Løkken an der nordwestlichen Küste Jyllands *C. furcellariae*-Individuen mit abweichend grossen Zellen gefunden zu haben (l. c., S 344, Abb. 273).

Der Fundort liegt etwa 0.5 km NE von der Zoologischen Station in Tvärminne. Es ist ein Unterwasserriff auf etwa 8 m Tiefe, ausgezeichnet durch eine Kreuzpricke. Gleich ausserhalb ist das Wasser über 20 m tief. Der Boden besteht aus grobem Kies, untermischt mit etwas Sand. Die Sichttiefe beträgt an der Stelle 6—8 m. Im Sommer 1935 traf ich die Alge in einer Tiefe von 13 m an, im folgenden Jahr fand ich sie in einer Tiefe von 8.5—11.5 m, am reichlichsten (doch nur pc) bei 10 m. Sie wuchs als Epiphyt hauptsächlich auf *Sphacelaria racemosa*, doch auch auf *Furcellaria fastigiata*. Grösse der Individuen 1—2 cm (nach Lakowitz erreicht der Thallus von *Callithamnion furcellariae* bis 4 cm Länge — bei den Bornholmer Individuen —, während *C. roseum* 3 cm lang wird). Folgende Algen wurden ferner angetroffen: *Pylaiella litoralis*, *Ectocarpus siliculosus*, *Ceramium* sp., *Rhodomela subfusca*, *Polysiphonia nigrescens*, *Phyllophora Brodiaei* und *Hildenbrandia prototypus*. Bis auf weiteres lässt sich unmöglich aussagen, ob dieser *Callithamnion*-Fund bei Tvärminne nur als zufällig zu gelten hat, oder ob die Alge vielleicht doch beständig, wenn auch nur als Seltenheit die südwestlichen Küstengewässer unseres Landes bewohnt. Jedenfalls scheint sie hier vorzüglich zu gedeihen und sogar überwinterungsfähig zu sein. Zahlreiche junge Exemplare sowie die Tetrasporenbildung deuten darauf hin, dass die Alge sich hier auch vermehren kann.

LITERATUR.

Hagerup, O., 1932, Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. — Hereditas, Bd. XVI, S. 19—40.

Hylmö, D. E., 1933, Algeninmigration nach der schwedischen Westküste. — Bot. Notiser, S. 387—388.

Kylin, H., 1907, Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. — Akad. Abhandlung. Upsala.

—»— 1916, Über Callithamnion furcellariae J. G. Ag. und Callithamnion hiemale Kjellm. — Bot. Notiser, Lund.S. 65—67.

Lakowitz, K., 1929, Die Algenflora der gesamten Ostsee. (Ausschl. Diatomeen.) — Danzig.

Reinbold, Th., 1891, Die Rhodophyceen (Florideen) [Rothtange] der Kieler Föhrde. — Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein. Band IX. Erstes Heft. S. 111—143.

Reinke, J., 1893, Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils. — 6. Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1887—1891. XVII—XXI Jahrgang, S. I—XII und 1—101.

Rosenvinge, L. Kolderup, 1920, On the spiral arrangement of the branches in some Callithamnion. — Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biologiske Meddelelser, II, 5, S. 1—70.

—»— 1923—24, The marine algae of Denmark. Contributions to their natural history. Part III, Rhodophyceae, III (Ceramiales). — Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Skrifter, 7. Raekke, Naturvidensk. og mathem. Afd. VII, 3, S. 287—486.

—»— 1935, Distribution of the Rhodophyceae in the Danish waters. — Ibid. 9. Raekke, VI. 2. S. 1—44.

Svedelius, N., 1901, Studier öfver Östersjöns Hafsalgflora. — Akad. Abhandlung. Upsala.

Välikangas, I., 1933, Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. — Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Bd. VI, Teil I, S. 62—112.

Wettstein, F. v., 1924, Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. — Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, 33, S. 1—236.

Einige Massenvorkommnisse von Insekten an der Südküste Finnlands während des Sommers 1935.

Ein Beitrag zur Verbreitungsökologie der Insekten.

Von

Richard Frey.

(Aus der Zoologischen Station Tvärminne.)

(Mit 4 Tabellen, 1 Fig. und 1 Karte).

INHALT:

Seite

Einleitung 407
Die Masseninvasionen von Insekten am 13.—17. Juni 1935 und am 30.—31. August 1935 418
Die Herkunft der Masseninvasionen 422
Die Zusammensetzung der Meerestriftfauna 424
Die meteorologischen Verhältnisse 428
Experimentelles über die Widerstandsfähigkeit der Triftinsekten 430
Schlusswort 432
Literaturverzeichnis 433
Tabelle 450

EINLEITUNG.

Ein für die nordische Entomogeographie wichtiges Problem stellt die Frage dar, welche Bedeutung der Ostsee und ihren beiden grossen Anhängen, dem Bottnischen Meerbusen und dem Finnischen Meerbusen, für die Verbreitung der Insekten zukommt. Ist die Ostsee ein wirksames Verbreitungshindernis oder ist sie vielmehr eine Brücke, die die Verbreitung der Insekten erleichtert?

Wenn man die nordische tiergeographische Literatur durchmustert, ersieht man bald, von welcher Wichtigkeit die Lösung dieser Frage für die Forschung sein würde. Sie würde sicher zahlreiche noch schwebende Fragen, unter anderem die von der sog. baltischen Reliktfauna, in neue Beleuchtung stellen. Dieses Problem ist indes eins der schwierigsten und kompliziertesten. Es ist von einer grossen Anzahl von Forschern behandelt worden, man ist aber seiner Lösung nicht näher gekommen. Das beruht anscheinend darauf, dass keine allgemeinen Gesetze aufgestellt werden können, sondern dass die Frage getrennt nicht nur für die verschiedenen Insektenordnungen, sondern vielleicht für jede einzelne Insektenart gestellt werden muss.

Betreffs der Ordnungen Orthoptera, Odonata und Lepidoptera ist es seit langem bekannt, dass eine Menge Arten durch *aktiven Flug* sich über sehr weite Strecken fortbewegen und dabei auch ausgedehnte Meeresflächen überfliegen können. Für diese Arten ist auch oft charakteristisch, dass sie häufig in Schwärmen auftreten, die aus einer grossen Anzahl von Individuen bestehen. Über die nichtnordischen Immigranten innerhalb dieser drei genannten Insektenordnungen liegt eine sehr umfassende Literatur vor [siehe u. a. die Zusammenstellung bei Holdhaus (1929)]. Die einzige in Fennoskandia beobachtete hierhergehörende Orthoptere ist *Pachytulus migratorius*, die unter anderem 1912 zahlreich an der Ostküste Schwedens (Tullgren 1913) und der Südküste Finnlands (Kivirikko 1913, Tullgren 1913, Frey 1918) und 1930 an der Südküste Finnlands (Frey 1932) auftrat.

Von den Odonaten ist es bei uns wohl vor allem *Libellula 4-maculata*, die grosse Massenwanderungen unternimmt [siehe u. a. Federley (1908), Nordman (1935)]; ob sich diese Wanderungen aber so weit erstrecken können, dass sie beispielsweise den Finnischen Meerbusen überqueren können, scheint vorläufig nicht aufgeklärt zu sein. Dass eine solche Möglichkeit aber denkbar ist, zeigen die Verhältnisse auf der Insel Gotska Sandön, 6 Meilen nördlich von Gotland. Nach Jansson (1925 S. 41) bestehen für Odonaten keine Möglichkeiten, sich auf Gotska Sandön zu entwickeln, doch sind dort öfters mehrere Odonatenarten angetroffen worden (*Brachytron hafniense, Aeschna grandis, Sympetrum danae, S. flaveolum, S. sanguineum, Cordulia aenea*), die nach Jansson (a. a. O. S. 40) »von anderen Orten, Gotland oder dem Festland, auf eigenen Flügeln zur Insel gelangen». Es sei auch erwähnt, dass nach Helgoland Massen von Odonaten ± aktiv vom Festland kommen können (Gätke 1900 nach Holdhaus 1929).

Die Zahl der »Wandertiere» scheint in der fennoskandischen Lepidopterenfauna bemerkenswert gross zu sein, und viele Schmetterlingsarten können sicher mit Leichtigkeit über den Finnischen oder den Bottnischen Meerbusen fliegen. In der nordischen Insektenliteratur liegen hierüber zahlreiche Mitteilungen und Diskussionen vor. So erwähnt unter anderen Mjöberg (1905, S. 79), dass *Tephroclystia sinuosaria* Ev. 1905 auf Fårön nördlich von Gotland auftrat, wohin sie möglicherweise »schiffbrüchig oder vom Wind verweht» von Osten her, vielleicht durch das starke Leuchtfeuer daselbst angelockt, gekommen war. Wahlgren (1912) führt folgende Arten aus Schweden als der Kategorie Immigranten von Süden oder Osten angehörend an: *Deilephila lineata livornica, D. euphorbiae, Acherontia atropos, Protoparce convolvuli, Colias hyale, Pyrameis cardui, P. atalanta, Pieris daplidice, Tephroclystia sinuosaria, Macroglossa stellatarum.* Hellén (1933 c) bespricht eine Invasion von *Pieris daplidice* im Jahre 1932 nach der Südküste Finnlands. Nordman (1935) führt folgende immigrierende Arten aus der Gegend von Tvärminne (Südfinnland) an: *Protoparce convolvuli, Macroglossa stellatarum, Brotolomia meticulosa* und *Trachea atriplicis.* Ausserdem hat mir A. Nordman mitgeteilt, dass ausser den von Wahlgren namhaft ge-

machten Arten ferner eine Anzahl Arten der finnischen Schmetterlingsfauna als periodenweise nach Finnland hereinkommend betrachtet werden können, so *Vanessa L-album, V. xanthomelas, Deilephila nerii, Plusia gamma* (reichlich im Jahre 1922) und *Nomophila noctuella*. Für mehrere wandernde Schmetterlingsarten ist übrigens nachgewiesen worden, dass sie »die Fähigkeit besitzen, auf der Oberfläche des Meeres auszuruhen — sogar in dem sehr bewegten Wasser rings um den Schiffsbug — und dann wieder auszufliegen und ihre Reise fortzusetzen" (HOLDHAUS nach POULTON, S. 619).

Was andere Insektenordnungen betrifft, ist eine Verbreitung durch aktiven Flug über grössere Gebiete nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden. Die Angaben hierüber, die in der ausländischen Literatur vorliegen (siehe die Zusammenstellung bei HOLDHAUS 1922, S. 625), sind jedenfalls nicht völlig überzeugend. HOLDHAUS (a. a. O., S. 624) hebt ausdrücklich hervor: »dass wir bei Coleopteren, Hymenopteren, Hemipteren, Phasmiden, Locustiden usw. keine einzige Beobachtung kennen, dass Arten aus diesen Gruppen in grösserer Individuenzahl über dem Meere und in weiter Entfernung vom Lande angetroffen wären. Wohl aber gibt es mehrere Nachrichten, dass Schwärme von Käfern, die von dem Lande fortgeweht wurden, nach kurzem Fluge herabstürzten und im Meere ertranken» [vergl. auch BUETTNER (1857), SHARP (1909) und TOMLIN & SOPP (1901)].

Nur für verhältnismässig wenige Insektenarten innerhalb der Ordnungen Odonata, Orthoptera und Lepidoptera ist also ein aktives Verbreitungsvermögen auf weitere Strecken dargetan. Doch gibt es noch eine andere Möglichkeit, nämlich eine *passive Verbreitung* von Insekten auf weitere Strecken mit Hilfe von Wind, Luftströmungen, Meeresströmungen und flottierenden Gegenständen (die anthropochore Verbreitung wird hier ganz beiseite gelassen). Hiermit kommen wir zu einer sehr schwer lösbaren Streitfrage, der sog. Drifttheorie, die seit LYELL und WALLACE diskutiert worden ist. Die Mehrzahl der Tiergeographen scheint heute eine sehr skeptische Einstellung zu dieser Theorie zu haben, die meisten leugnen sogar direkt die Möglichkeit eines passiven Transports von Insekten mit Strömungen u. dgl. über ausgedehntere Meeresflächen.

Für den fennoskandischen Norden stellt sich die Frage, wie mir scheint, etwas anders dar, da die Ostsee in mancher Hinsicht von den Weltmeeren abweicht und in gewissen Beziehungen für einen Transport geeigneter sein dürfte als diese. Die Ostsee hat in diesem Punkt mehr den Charakter eines Binnenmeeres, die Gezeiten machen sich hier kaum fühlbar, die ständigen kräftigen Brandungen der Weltmeere an den Küsten sind von viel geringerer Stärke und Dauer. Ob auch der niedrigere Salzgehalt der Ostsee eine eventuelle Verbreitung in positiver Richtung beeinflusst, ist noch nicht sicher festgestellt. Aus diesen Gründen kann man jedoch a priori annehmen, dass gewisse Insekten imstande sein dürften, unter besonders günstigen Verhältnissen mit Wind und Wellen als Transportmitteln an geeignete Stellen über die Ostsee hinüberzukommen. In der nordischen Insektenliteratur liegen einige Beobachtungen vor, die entschieden für diese Annahme sprechen.

Die eine betrifft allerdings den grossen Binnensee Ladoga, was indes nicht hindert, dass sie auch für die Ostsee aufschlussreich ist. O. Nordqvist (1886) teilt mit, dass er am 22. Juni 1885 an der Oberfläche des Ladogasees auf einem Areal von etwa 300 Quadratwerst eine unglaubliche Menge von Landinsekten der verschiedensten Ordnungen sah. Es wurden eine Anzahl Insekten mit Oberflächenkeschern eingesammelt, und sie zeigten sich noch grossenteils lebend. Nordqvist nimmt an, dass diese Insektenmassen durch die westliche Strömung, die am 12.—15. Juni herrschte, in den See hinausgeführt wurden, in welchem Fall sie also ungefähr 8 Tage lang fliegend, schwimmend oder auf Holzstücken und anderen flottierenden Gegenständen sitzend auf dem Ladogasee umhergetrieben sind. Im entomologischen Museum zu Helsingfors wird ein Verzeichnis der wahrscheinlich von J. Sahlberg bestimmten Coleopterenarten aufbewahrt, die in den von Nordqvist erbeuteten Oberflächenproben enthalten waren. Diese Liste weist folgende Arten auf (über die Bedeutung des * siehe S. 423):

*Clivina fossor L.
*Bembidion 4-maculatum L.
*Amara tibialis Payk.
*Pterostichus nigritus F.
*Pterostichus minor Gyll.
Calathus melanocephalus L.
*Agonum sexpunctatum L.
Coelambus 9-lineatus Steph.

*Hydroporus umbrosus Gyll.
» obscurus Strm
Agathidium laevigatum Er.
Megarthrus sinuaticollis Lac.
*Anthobium minutum F.
Lathrimaeum atrocephalum Gyll.
*Trogophloeus corticinus Grav.
*Oxytelus rugosus F.
» fulvipes Er.
» nitidulus Grav.
» Fairmairei Pand.
*Platystethus nodifrons Sahlb.
Stenus fasciculatus J. Sahlb.
» atratulus Er.
*Scopaeus laevigatus Gyll.
Lathrobium quadratum Payk
* » terminatum Grav.
Philonthus rotundicollis Men.
* » nigritus Grav.
* » micans Grav.
* » trossulus Nordm.
* » nigritellus s. lat.
*Mycetoporus brunneus Marsh
» punctus Gyll.
Tachyporus obscurellus Zett.
* » hypnorum F.
*Gymnusa brevicollis Er.
*Myllaena intermedia Er.
* » minuta Grav.
Placusa atrata Sahlb.
*Amischa analis Grav.
» cavifrons Sharp
Sipalia circellaris Grav.
*Atheta luteipes Er.
* » gregaria Er.
» hygrotopora Kr.
* » magniceps J. Sahlb.
* » fallaciosa Sharp
* » debilis Er.
* » myrmecobia Kr.
» crassicornis F.
» brunneipennis Thoms.
* » pygmaea Grav.
Atheta parvula Mann.
* » fungi Grav.
» talpa Heer
*Zyras collaris Payk.
*Calodera aethiops Grav.
» uliginosa Er.
Ocyusa incrassata Muls.
Hygropora cunctans Er.
*Oxypoda umbrata Gyll.
*Aleochara brevipennis Grav.
Bibloplectus ambiguus Reich.
Ochthebius impressus Marsh.
*Limnebius truncatulus Thoms.
Helophorus nanus Strm
*Cercyon pygmaeus Ill.
» tristis Ill.
Megasternum boletophagum Marsh
*Cryptopleurum minutum F.
*Enochrus minutus F.
Aphodius prodromus Brahm
* » niger Panz.
*Cyphon variabilis Thunb.
* » padi L.
Morychus aeneus F.
*Cytilus sericeus Forst.
*Byrrhus fasciatus Forst.
» pilula L.
Pheletes aeneoniger Deg.
Athous subfuscus Müll.
Orithales serraticornis Payk.
*Agriotes lineatus L.
» obscurus L.
Sericus brunneus L.
Olibrus millefolii Payk.
*Atomaria ruficornis Marsh.
*Lathridius rugicollis Ol.
*Corticaria ferruginea Marsh.
*Corticarina fuscula Gyll.
*Coccinella 7-punctata L.
» 5-punctata L.
*Halyzia 16-guttata L.
*Calvia 14-guttata L.
*Paramysia oblongoguttata L.

Anatis ocellata L.
Xylita laevigata Hell.
Hypophloeus linearis F.
Donacia versicolorea Brahm
» fennica Payk.
» vulgaris Zschach.
*Gastroidea polygoni L.
Phaedon armoraciae L.
*Melasoma populi L.
» tremulae F.
Phyllodecta vitellinae L.
Galerucella lineola F.
*Phyllotreta vittula Rdtb.
* » nemorum L.
* » undulata Kutsch.
» tetrastigma Com.
» flexuosa Ill.
*Aphthona euphorbiae Schrk.
*Longitarsus nasturtii F.
* » holsaticus L.
*Haltica lythri Aube
*Chaetocnema concinna Marsh
*Chaetocnema hortensis Geoffr.
*Cassida nebulosa L.
Apion Hookeri Kirby
Phyllobius maculicornis Germ.
» argentatus L.
*Sitona hispidulus F.
Notaris aethiops F.
Phytonomus rumicis L.
» pedestris Payk.
*Ceutorrhynchus floralis Payk.
*Rhinoncus castor F.
*Phytobius 4-tuberculatus F.
Amalus scortillum Hbst
Rhamphus pulicarius Hbst
Blastophagus piniperda L.
Hylastes attenuatus Er.
Polygraphus polygraphus L.
Dryocoetes autographus Ratz.
*Pityogenes chalcographus L.
*Ips acuminatus Gyll.
* » typographus L.
*Orthotomicus laricis F.

Von diesem selben Materiale aus dem Ladogasee finden sich auch einige Hemipterenarten im hiesigen entomologischen Museum, und zwar *Chlorochloa juniperina* L., *Elasmucha picicolor* Wetsw., *E. grisea* L., *Cymus claviculus* Fall. und *Elatophilus nigrellus* Zett. (vergl. J. Sahlberg 1920, S. 98).

Von einem ziemlich gleichartigen Massenvorkommen von Insekten auf dem Ladogasee im Mai 1928 berichtet V. Räsänen (1928). Er vermutet, dass durch die kühle Luft über dem See die Insekten gelähmt wurden und so ins Wasser niederfielen.

O. M. Reuter (1894) berichtet über einen anderen interessanten Fall. Draussen auf dem Ålandsmeer in der Nähe des Leuchtturms Lågskärs fyr wurden am 6. August 1893 ungeheure Massen von *Coccinella 7-punctata* und *C. decempunctata* auf der Meeresoberfläche schwimmend angetroffen. Auch andere Insekten, wie Nachtschmetterlinge, Netzflügler und Hautflügler, sah man auf dem Meere treiben. Die meisten Coccinellen erholten sich bald, als sie aus dem Meere genommen wurden. Die, die näher bei Åland angetroffen

wurden, waren stärker mitgenommen als die draussen auf dem Meere aufgefischten. Der Wind hatte während der Woche aus Süden mit Drehung nach E und W geweht. Dieses massenhafte Auftreten von Insekten draussen auf dem Meer, weit vom Lande entfernt, scheint nach O. M. Reuter (a. a. O. S. 7) »für die Annahme zu sprechen, dass ein im Fluge begriffener Wanderzug von Coccinellen hierher verweht worden ist». Später kommt O. M. Reuter (1912) auf die Frage von dem Massenauftreten von *Coccinella*-Arten zurück, indem er über einen anderen ähnlichen Fall in der Stadt Helsingfors im Jahre 1911 berichtet. Die Mitteilung gab zur Veröffentlichung mehrerer ähnlicher Beobachtungen Anlass [R. Forsius (1912), H. Federley (1912), Frey (1912), B. Poppius (1912), Ehrman (1912), Häyrén (1912), Luther (1912); ähnliche Beobachtungen liegen weiter von Järvi (1911), Räsänen (1911) und Merikallio (1911) vor]. O. M. Reuter weist in diesem Zusammenhang auf mehrere Beobachtungen hin, die in Gebirgsgegenden gemacht worden waren. Hier sind nämlich oft in den waldlosen Partien Massen von Waldinsekten in Schneewehen eingefroren zu finden, die nur durch Windtransport hierher gekommen sein können. Ähnliche Beobachtungen liegen auch aus Lappland vor, siehe u. a. Stenius (1936) und Lindroth (1935).

Die beiden oben näher beschriebenen Fälle zeigen, wie mir scheint, dass Insekten während einer recht langen Zeit an der Oberfläche der Ostsee und des Ladogasees umhertreiben können. Die meisten Beobachtungen sprechen dafür, dass die Insekten zuerst von stärkeren Winden ergriffen worden und dass sie erst später in das Meer herabgefallen sind. Aber es sind ja auch andere Möglichkeiten denkbar, Herabspülung durch starke Regenschauer, Abschwemmung auf flache Küstenpartien während des Hochwassers usw. Wie die Insekten ursprünglich in Seenot geraten sind, ist jedoch nur eine Einzelfrage, die das vorliegende Problem nicht unmittelbar berührt. Am wichtigsten wäre es zu ermitteln, was aus diesen auf den offenen Meeres- und Seeflächen beobachteten herumtreibenden Insektenmassen wird.

Sieht man die fennoskandische, speziell die faunistische Insektenliteratur durch, so findet man hier zahlreiche Angaben, die in gewis-

sem Masse eine Antwort auf diese Frage zu geben scheinen. Man begegnet unter anderem Mitteilungen über einzelne Funde verschiedener Insektenarten auf Meeresufern, und in manchen Fällen wird dabei auch die Vermutung ausgesprochen, dass die betreffenden Arten auf flottierenden Gegenständen u. dgl. nach dem ihnen fremden Milieu transportiert worden sind oder dass sie ans Land gerettete schiffbrüchige Exemplare sind, die aus ganz anderen, meistens südlicheren Gegenden stammen.

So bemerkt Gyllenhal (1810, S. 52) im Zusammenhang mit einem Fund von *Calosoma indagator* in Schweden: »ad littora maris in Hallandia, sub fucis exsiccatis legi.» Järvi (1912) berichtet über ein Massenauftreten von Käfern am Meeresufer bei Helsingfors im Herbst 1894, wobei folgende 11 Coccinelliden dominierten:

Hippodamia 13-punctata L.
» 7-maculata Goeze
Adalia bipunctata L.
Coccinella 7-punctata L.
» 5-punctata L.
» 11-punctata L.
Coccinella hieroglyphica L.
Calvia 14-guttata L.
Coccinula 14-pustulata L.
Paramysia oblongoguttata L.
Anatis ocellata L.

Auch Häyrén (1912) teilt mit, dass er in den neunziger Jahren an den Meeresufern in der Nähe von Helsingfors nach starkem Wind auf frisch aufgeworfenem Tang u. a. Massen von Käfern, vor allem *Coccinella 7-punctata*, gefunden hat. Mjöberg (1905, S. 78) beobachtete auf Fårön nördlich von Gotland bei starkem Sturm, wie Insekten mit den Wellen an den Strand geworfen wurden, unter diesen kam auch eine Käferart *Donacia thalassina* vor, die nicht auf Fårön dürfte leben können. Durch Meerestrift dürfte nach Mjöberg (1905) *Nacerdes rufiventris* auf Fårön und nach Krogerus (1926) auch auf einer der äusseren Inseln (Tytärsaari) des Finnischen Meerbusens gelandet sein. Helmi Bastman (1919) fand im Juni nach einem starken SW-Sturm an den Ufern mehrerer kleinerer Inseln (Skomakarskär, Skarfkyrkan, Långskär, Forsgrund) ausserhalb der Zoologischen Station Tvärminne sehr grosse Insektenmengen, von welchen die Verfasserin besonders *Hippodamia 13-punctata, Adalia*

hipunctata, Coccinella 7-punctata, C. 5-punctata, Halyzia 16-guttata, Calvia 14-guttata und *Melasoma tremulae* erwähnt. I. VÄLIKANGAS (1930) berichtet von einem anderen interessanten Massen auftreten von Coccinelliden (*Coccinella 7-punctata, Anatis ocellata*) nach einem Regensturm an den Meeresufern der Insel Tytärsaari draussen im Finnischen Meerbusen. VÄLIKANGAS sagt, dass an der estländischen Küste wahrscheinlich eine Massenwanderung von Coccinelliden stattgefunden hatte. Durch den Sturm wurden die Tiere nach dem Finnischen Meerbusen hinausgetrieben. HELLÉN (1933 b) hat auf Meeresufern derselben Insel (Tytärsaari) zwei Carabiciden gefunden, die anderswo in Finnland nicht angetroffen worden sind, nämlich *Pardileus calceatus* und *Pseudophonus griseus*. Hauptsächlich wegen des gegenwärtigen Vorkommens der Arten in Finnland betrachtet HÅKAN LINDBERG (1922) *Nanophyes circumscriptus* (kommt nur auf 2 kleinen Inselchen in dem Schärenarchipel von Tvärminne vor) und KROGERUS (1925) *Cassida murraea* als baltische Einwanderer.

Bezüglich der Hemiptera liegen ebenfalls eine Anzahl ähnliche Beobachtungen vor. So erwähnt JENSEN-HAARUP (1912) in seiner Hemipterenfauna, dass zwei Pentatomidenarten, *Chlorochloa pinicola* und *Rhacognathus punctatus*, in Dänemark hauptsächlich auf aufgeworfenem Tang an der Meeresküste gefunden worden sind. MJÖBERG (1905) sah auf Gotska Sandön nördlich von Gotland ein ans Land gespültes totes Exemplar von *Gerris rufoscutellata*, welche Art nicht auf der in Rede stehenden kleinen Insel zu leben vermag, da dort Süsswasseransammlungen fehlen. Nach MJÖBERG (1905) und LUNDBLAD (1921) ist die seltene Aradide *Mezira tremulae* wahrscheinlich durch Meerestrift nach Gotska Sandö und Fårön gekommen. HELLÉN (1933 a) teilt mit, dass er am Meeresstrand auf Tytärsaari im Finnischen Meerbusen nach einem starken Südsturm die früher nicht in Finnland beobachtete Pentatomide *Troilus luridus* fand. Schliesslich verdient in diesem Zusammenhang erwähnt zu werden, dass nach mündlicher Mitteilung von G. RUDEBÄCK an der Ostküste von Schonen bei Åhus am 17. –20. Mai 1933 Massen von ans Land gespülten Insekten angetroffen wurden, worunter folgende Hemipteren:

Gastrodes ferrugineus
Eremocoris plebejus
Trapezonotus arenarius
Sehirus luctuosus
Coriomeris denticulatus
Bathysolen nubilus
Carpocoris fuscispinus

Von diesen ist die zuletzt genannte in Schweden früher nur aus Gotland bekannt.

Auch aus den Gegenden südlich von der Ostsee liegen Angaben über Massenanhäufungen von Insekten im Meeresanspülicht vor. So berichtet Stichel (1924) über einen solchen Fall aus dem Ostseebad Berg Dievenow und führt unter anderen folgende Hemipteren an:

Nabis ferus L.
Gastrodes ferrugineus L.
Aphanus lynceus F.
Pamera fracticollis Schill.
Troilus luridus F.
Rhacognatus punctatus L.
Eurydema oleraceum L.
Aelia acuminata L.
Neottiglossa pusilla Gmel.
Sehirus luctuosus Muls.
Podops inuncta F.
Sciocoris cursitans F.
Thyreocoris scarabaeoides L.

In bezug auf die Myriapoden- und Chilopodenfauna auf Gotska Sandön betont Lohmander (siehe Jansson 1925, S. 176—178), dass alle dort angetroffenen Arten dieser Gruppen ziemlich leicht mit treibenden, ans Land geschwommenen Baumstämmen dorthin transportiert worden sein können.

In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, dass Y. Vuorentaus (1910) ein Massenauftreten von Insekten am Ufer des Sees Oulunjärvi in Nord-Finnland beobachtet hat. Er sagt u. a., dass diese Massenanhäufung von Insekten wahrscheinlich durch Windtrift entstanden ist und dass dieselbe an einen schon von Holmgren (1852) von dem See Vättern in Schweden beschriebenen Fall erinnert. Von einem ähnlichen Massenauftreten von Insekten von dem See Vättern berichtet auch T. Palm (1933). Er nennt u. a. folgende Arten, die hierbei in besonders grossen Individuenmengen (in Tausenden) auf den Uferwall des Vättern hinaufgekrochen waren:

Anatis ocellata L.
Paramysia oblongoguttata L.
Coccinella hieroglyphica L.
Myrrha 18-guttata L.
Acidota crenata F.
Mycetoporus brunneus Marsh.
Notonecta glauca L.
Vespa rufa L.
Formica rufa L. ♀

Zu dieser einzigartigen Menge von Insekten am Ufer des Vättern wirkten nach PALM folgende Faktoren mit:

»Strömungen, die in die Bucht zwischen Omberg und Hästholmen hineinführen.

Windschutz am Ufer und im Wasser zunächst bei diesem, wo die Insekten sich sukzessive an Zahl vermehrten, bis das Wetter so still wurde, dass sie sich nach einigem Ausruhen wieder aufmachen konnten» (a. a. O. S. 105).

Die obige Zusammenstellung in der nordischen Insektenliteratur veröffentlichter Beobachtungen über eine eventuelle passive Verbreitung von Insekten mit dem Wind, Strömungen, flottierenden Gegenständen usw. macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sicher können namentlich aus der faunistischen Literatur zahlreiche weitere Beispiele angeführt werden. Aus dieser Zusammenstellung geht jedoch hervor, dass bei uns eine Anzahl Insektenarten, vor allem Coleoptera und Hemiptera, in Seenot geraten und schiffbrüchig auf der Meeres- (bzw. See-) Oberfläche umhertreiben können, um schliesslich im glücklichsten Fall sich auf einen geeigneten Strand zu retten. Durch fortgesetzte Beobachtungen wäre festzustellen, ob, wie sich jetzt zu ergeben scheint, gewisse bestimmte Insektenarten regelmässig im Meerestriftmaterial auftreten und ob dies darauf beruht, dass sie zeitweise schwärmen.

Aus dem Obigen geht hervor, dass schon jetzt ein nicht unbedeutendes Tatsachenmaterial vorliegt, welches die Frage nach der Bedeutung der Ostsee für die Verbreitung der Insekten beleuchten kann. Eine wirkliche Lösung lässt sich erst dann erzielen, wenn draussen in der Natur noch mehr und noch genauere Beobachtungen über Massenvorkommnisse von Insekten und über direkte Insektentransporte gemacht worden sind. Aus diesen Gründen scheint es mir motiviert, über einige eigentümliche Massenvorkommnisse von Insekten, die im Sommer 1935 an der Südküste Finnlands entlang beobachtet wurden, zu berichten. Diese erinnern in mehreren Hinsichten an die oben erwähnten, von HELMI BASTMAN und I. VÄLIKANGAS gemachten früheren Beobachtungen.

Die betreffenden Beobachtungen und Einsammlungen wurden ausgeführt 1) auf der Zoologischen Station Tvärminne von Mag. phil.

Ragnar Storå, Prof. Alexander Luther, Gymnasiast Karl Luther und dem Verfasser; 2) im Schärenarchipel von Borgå von Mag. phil. Esko Suomalainen, Stud. phil. K. Boström und Mag. phil. H. Ahlqvist. Die Genannten haben mir ihr Material zuvorkommenderweise zur Verfügung gestellt, wofür ich ihnen meinen tiefgefühlten Dank ausspreche.

Von dem Material hat Amanuensis Mag. phil. Wolter Hellén grösstenteils die Ordnungen Coleoptera und Hymenoptera, Assistent Mag. phil. Håkan Lindberg die Ordnungen Hemiptera und Homoptera und Kustos Dr. phil. Harald Lindberg die Gruppe Aleocharinae unter den Coleoptera bearbeitet. Den genannten Herren, die wesentlich zur Durchführung der Untersuchung beigetragen haben, sage ich gleichfalls aufrichtigen Dank.

DIE MASSENINVASIONEN VON INSEKTEN AM 13.—17. JUNI 1935 UND AM 30.—31. AUGUST 1935.

An der Zoologischen Station Tvärminne, die auf der Südostseite der Landzunge Hangö udd in Südfinnland liegt (vergl. Fig. 1), wurde das erste Massenauftreten am 13. Juni 1935 beobachtet.

Auf der SE-Seite der kleinen Insel Brännskär (s. Karte) wurden grosse Mengen von Insekten beobachtet, die auf Steine unmittelbar am Meeresstrand hinaufgekrochen waren, vor allem waren zu bemerken einige grössere Käfer und Halbflügler, wie *Coccinella 7-punctata*, *Melasoma populi*, *Elasmucha grisea*, *Elasmostethus interstinctus*, *Pentatoma* (*Chlorochloa*) *pinicola* sowie zahlreiche kleinere Carabiciden und Staphyliniden. Das Phänomen war besonders auffallend am Ufer kleiner, ins Innere hineinragender Buchten, in die von den Wellen Tang gespült worden war. Viele der auf den Steinen auftretenden Insekten hatten sich in der Sonnenglut erholt und waren recht lebhaft und teilweise flugbereit. Doch schienen sie sich in dem fremden Milieu gar nicht heimisch zu fühlen. Besonders die Coccinellen sammelten sich in grossen Klumpen auf den Steinen an, wodurch schon aus weiter Ferne sichtbare leuchtend rote Farbenflecken entstanden. Die

Zahl der Insekten auf einem einzigen mittelgrossen, ca. ½ m hohen Stein konnte auf 200—300 Exx. geschätzt werden. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass diese Insektenmassen nur in einem sehr schmalen Gürtel dicht an dem untersten Küstensaum in der Wellenzone vorkamen. Weiter oben auf dem Land fanden sich keine Spuren davon, ebenso nicht auf oder bei den zahlreichen Süsswasserpfützen der untersuchten Inselchen und nicht einmal auf den untersten subsalsen Strandpfützen.

Auch der im Meere am Strand befindliche Tang (vor allem *Fucus*) wimmelte von Insekten in Seenot. In nach Hause gebrachtem Tang wurden mit einem modifizierten Tullgren'schen Apparat ca. 2.000—3.000 Exx. Insekten pro Liter Tangmasse gefunden, wobei der Hauptanteil in kleinen schwarzblauen Collembolen bestand.

An demselben Tag wurden ähnliche Beobachtungen und Einsammlungen auf der Ostseite des nahegelegenen Inselchens Skomakarskär ausgeführt.

Am folgenden Tag (14. Juni) wurden die Untersuchungen bis zu den in der äussersten Schärenzone liegenden Inseln Långskär und Segelskär (s. Karte) fortgesetzt, wo ähnliche Massenanhäufungen von Insekten an den gegen das Meer hinaus gelegenen Ufern sowohl am Land in der Strandzone als im Tang im Meere beobachtet wurden.

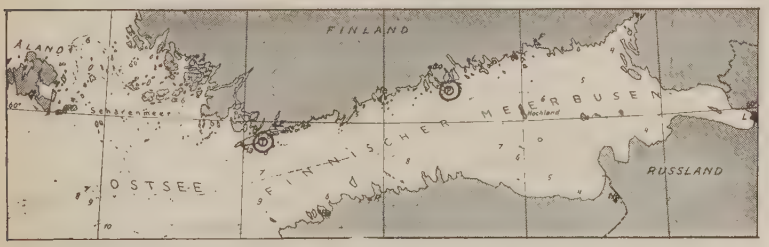


Fig. 1. Die Lage des Tvärminne- und Borgå-Gebiets. T = Tvärminne. P = Borgå.

(Aus »S. Segerstråle: Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. I. Soc. Scient. Fenn., Comm. Biol. IV, 8, S. 8, Abb. 1. 1933.»)

Ausser den früher angeführten, in sehr grosser Abundanz auftretenden Arten seien noch genannt *Vespa vulgaris, Lasius niger, Bembidion 4-maculatum* und *B. doris, Acidota crenata, Trogophloeus corticinus, Oxytelus rugosus, Atheta gemina* und *Cytilus sericeus.*

Während der Fahrt nach Segelskär wurden draussen auf dem offenen Meer mit einem für diesen speziellen Zweck konstruierten schwimmenden Planktonnetz einige Oberflächenproben entnommen, wobei 20 Arten in 57 Exx. Insekten erhalten wurden, was aus der Tabelle Nr. 1 hervorgeht.

TABELLE Nr. 1.

Mit dem Planktonnetz auf dem offenen Meer vor Tvärminne gesammelte Insekten.

Lebend:	Elasmosthetus interstinctus	18	Exx.
	Elasmucha grisea	7	»
	Cytilus sericeus	3	»
	Cymus claviculus	1	»
	Bembidion guttula	1	»
	Acupalpus dorsalis	1	»
	Helophorus granularis	1	»
	Melasoma populi	1	»
Tot:	Chironomidae 3 spp. im. & pup.	12	»
	Aphidae 2 spp.	5	»
	Scatella stagnalis	2	»
	Chrysopa vulgaris	1	»
	Syrphus latifasciatus	1	»
	Discocerina pulicaria	1	»
	Limosina sp.	1	»
	Scatophaga lutaria	1	»
	Muscidae sp.	1	»

An den folgenden Tagen wurden weitere ähnliche Beobachtungen gemacht, so unter anderem auf einer Motorbootsfahrt längs der äusseren Schärenzone nach Osten zu, wobei an einzelnen Stellen ähnliche Anhäufungen angetroffen wurden. Mit jedem Tag wurden die Insekten jedoch an den Ufern immer seltener oder wurden tot auf den Steinen sitzend beobachtet. Nur einzelne Exx. zeigten sich nach dem Innern der Inselchen zu auf Blüten u. dgl.

Es ist wahrscheinlich, dass diese Masseninvasion durch die Meereswellen und -strömungen nach den Ufern getriebener Insekten während dieser Tage (ca. 13.—20. Juni) in ziemlich breiter Front längs der Südküste Finnlands stattgefunden hat oder dass die Tiere allmählich vom Wind immer weiter nach Osten getrieben worden sind. Für eine dieser Alternativen spricht der Umstand, dass ein ähnliches Massenvorkommen von Insekten am 20. Juni von Mag. E. Suomalainen und Stud. K. Boström im Schärenarchipel von Borgå (Fig. 1) auf Brunskär beobachtet wurde, wobei aber die Artzusammensetzung eine etwas andere war (siehe E. Suomalainen 1935), u. a. trat hier *Melasoma tremulae* als wichtigste dominierende Art auf. Auf dieselbe Invasion bezieht sich ferner eine Beobachtung von Mag. H. Ahlqvist. Dieser sammelte im Schärenarchipel von Borgå am 19. Juni auf Kalkskär und Larsskärs Storhäll zahlreiche Speiballen der Heringsmöwe, die ausschliesslich aus Insektenresten, unter anderem aus Massen von Wespen und Schalenringen vor allem von *Cassida nebulosa* bestanden.

Ein neues Massenauftreten von Insekten wurde noch in demselben Sommer bei Tvärminne beobachtet, und zwar am 30. und 31. August auf den Inseln Långskär und Brännskär. Unter anderem kamen hier zwei bisher nicht in Finnland beobachtete Käferarten, *Calosoma denticolle* und *Aphodius lividus* vor (Storå 1936). Im übrigen war die Artzusammensetzung der bei der früheren Invasion sehr ähnlich.

Tabelle 4 (siehe S. 433) zeigt die Zusammensetzung der Insektenfauna auf den von Prof. A. Luther, Mag. phil. R. Storå, Gymniast Karl Luther und dem Verfasser besuchten Inseln ausserhalb der Zoologischen Station Tvärminne während der oben näher beschriebenen Masseninvasionen von Insekten. Die Tabelle beruht teils auf dem an Ort und Stelle eingesammelten Material, teils auf nach Hause gebrachtem Material von an den Strand geworfenem Tang oder auf der Meeresoberfläche umhertreibenden Tangbüscheln, woraus dann mit einem Siebapparat der darin lebende Tierbestand automatisch entnommen wurde. In der Tabelle ist die Anzahl der beobachteten Exemplare der verschiedenen Arten auf den verschiedenen Inseln und während der beiden Invasionen angegeben.

DIE HERKUNFT DER MASSENINVASIONEN.

Bei der Beantwortung der Frage, woher diese Masseninvasionen stammen, ist zuerst zu beachten, dass die beiden oben beschriebenen Fälle wesentlich von einem anderen, in demselben Sommer, am 12. Juli 1935 ausserhalb Tvärminne, beobachteten Fall abweichen, der später beschrieben werden soll. Bei diesem Massenauftreten am 12. Juli, das nach der auffallendsten dominanten Art die *Atolmis rubricollis*-Invasion genannt werden könnte, waren manche Inseln (Sonlandet, Storgadden, Segelskär u. a.; s. Karte) der äussersten Meereszone- ausserhalb Tvärminne streng genommen ganz mit Insekten verschiedener Art übersät, so traten sie zu Tausenden im Schaum der Brandung an geschützten Stellen am Meeresstrand selbst auf, ausserdem aber überall auf der Oberfläche der vielen kleinen Wasserpfützen oben auf dem Land. In dem Material kamen ausser der genannten Schmetterlingsart meist kleine, ± beschädigte oder tote Dipteren und Microhymenopteren vor; Käfer und Hemipteren waren seltener. Zur Zeit dieses Massenauftretens ist die erwähnte sonst in Finnland seltene, auf Nadelbäumen lebende Arctiide *Atolmis rubricollis* mehrerenorts auf dem Festland in den südlichen Teilen von Finnland beobachtet worden, vergl. Nyström (1935). Dieser Sommer war offenbar für diese Art sehr günstig, und sie ist sichtlich auch in den ausgedehnten Nadelbaumwäldern in der Gegend von Tvärminne und auf der Landzunge Hangö udd mit ungewöhnlich grossem Individuenreichtum vorgekommen. Die am 12.—13. Juli beobachteten grösserenteils beschädigten oder toten Insektenmassen auf den äussersten Inseln des Schärenarchipels von Tvärminne stammen daher mit grosser Wahrscheinlichkeit vom finnischen Festland und sind vermutlich durch die an den vorhergehenden Tagen herrschenden starken Nordwinde von ihren natürlichen Biotopen verschleppt worden. *Das Massenauftreten am 12.—13. Juli dürfte mithin auf das nächste Festland in der Gegend von Tvärminne zurückzuführen sein und hauptsächlich auf Windtransport beruhen.*

Die beiden in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Masseninvasionen sind dagegen von ganz anderer Natur. Wie bereits früher hervorgehoben wurde, kamen hierbei weiter oben auf dem Lande keine

Insekten vor, sondern sie traten nur im eigentlichen Gürtel des Wellenschlags und in treibenden Tangbetten im Meere vor. Die ans Land geretteten, lebenden Exemplare gehörten ausschliesslich zu den Gruppen Collembola, Coleoptera, Hemiptera und Hymenoptera (von diesen nur Wespen und Ameisen), von anderen Insekten wurden nur einzelne tote Exemplare in dem Tang im Meere gefunden (vgl. Tab. 4). *Die Invasionen vom 13.—17. Juni und 30.—31. August bestehen also aus ans Land gespültem, durch Meerestrift hierher transportiertem Insektenmaterial.* Dies verhindert indes nicht die Annahme, dass manche der Insekten ursprünglich vom Wind ins Meer hinausgerissen worden sein können und auf diese Weise in Seenot geraten sind. Im Hinblick auf die grosse Zahl der beobachteten Arten (ungefähr 500) ist es jedoch wenig wahrscheinlich, dass diese alle ursprünglich geschwärmt haben; es scheint überhaupt unwahrscheinlich, dass Insekten während der ungünstigen meteorologischen Verhältnisse, die unmittelbar vor den Masseninvasionen herrschten (siehe unten), in etwas grösserem Umfang geschwärmt hätten. Wichtige, wenn nicht die wichtigsten Faktoren scheinen meiner Ansicht nach in diesen Fällen Überschwemmung, Niederschläge und direkte Windtrift darzustellen. Gegen die Schwärmtheorie spricht auch der Umstand, dass wenigstens ein Drittel, wenn nicht mehr von den Individuen des Meerestriftmaterials aus flügellosen Formen (Collembolen, Ameisenarbeitern, unter den Carabiciden *Calosoma denticolle* u. a.) bestehen.

In diesem Zusammenhang sei noch hervorgehoben, dass unter den von Nordqvist i. J. 1885 auf dem Ladogasee gefundenen treibenden Coleopterenarten mehr als die Hälfte (in der Liste S. 410 mit einem * ausgezeichnet) auch in dem Triftmaterial von Tvärminne vorkommt.

Woher hat nun das Meer diese ungeheuren Mengen Insekten mitgebracht, die in diesen beiden Fällen (13.—20. Juni, 30.—31. August) an unsere Südküste gerieten, und wie sind diese Tiere in Seenot gekommen? Für die Beantwortung dieser Fragen sind vor allem zwei Umstände von Bedeutung, nämlich die Zusammensetzung der ans Land getriebenen Insektenfauna und die meteorologischen Verhältnisse vor den Invasionen und während derselben.

Die Zusammensetzung der Meerestrift-fauna. Bei der Durchsicht der Tabelle 4 ergibt sich, dass die Zusammensetzung der Insektenfauna im grossen und ganzen während der Invasion am 13.—20. Juni und am 30.—31. August übereinstimmt, was auf eine gleichartige Herkunft hinweist. Unterschiede müssen ja vorhanden sein infolge der Verschiedenheit in der Zusammensetzung der Insektenfauna überhaupt während des Vorsommers und des Herbstes.

Ferner geht aus der Tabelle 4 hervor, dass folgende Arten mit besonders grossem Individuenreichtum in mehr als 22 Exemplaren auftraten. (Keine Bezeichnung nach dem Artnamen = die Art trat während beider Invasionen reichlich auf; I = nur während der ersten Invasion, II = während der zweiten Invasion, [ ] = nur Totalanzahl der Individuen von sämtlichen Inseln während der ersten Invasion):

Collembola spp.
Lygus pratensis II
Cymus claviculus I
Gastrodes abietis II
Chlorochloa pinicola
Elasmucha grisea
Elasmostethus interstinctus
Bembidion 4-maculatum
Bembidion doris
[» transparens]
[Acupalpus dorsalis]
[Amara plebeja]
[Pterostichus minor]
Acidota crenata
Trogophloeus corticinus
Oxytelus rugosus
[Stenus juno]
[» canaliculatus]
Actobius cinerascens
[Philonthus concinnus]
[Philonthus nigritulus s. lat.]
Atheta vaga I
» gemina I
» myrmecobia I
Atheta fungi I
Aleochara verna II
Cryptopleurum minutum II
Anacaena limbata I
Enochrus minutus I
Aphodius fimetarius II
Simplocaria semistriata II
Cytilus sericeus I
Adalia bipunctata II
Coccinella 7-punctata
Anthicus antherinus II
Melasoma populi I
[Phyllotreta vittata]
[Chaetocnema hortensis]
Lasius niger

Die vorstehend verzeichneten abundanten Arten leben teils auf dem Boden, in vermodernden Stoffen, in Abfällen usw., teils auf Sträuchern und Bäumen. Die meisten finden sich auch in der Gegend

von Tvärminne, ohne jedoch als spezielle Charaktertiere auf den Biotopen aufzutreten, die längs der Küstenpartien der Gegend von Tvärminne besonders verbreitet sind, nämlich auf Sanddünen und weit hinaus seichten Meeresbuchten. Die grosse Pentatomide *Chlorochloa pinicola* ist nicht in diesen Gegenden gefunden. *Atheta gemina* ist ebenfalls im ganzen Land eine seltene Art; doch kann sie infolge ihrer geringen Grösse leicht übersehen werden. *Bembidion transparens* ist desgleichen eine in Finnland seltene Art. Untersuchen wir die in kleinerer Individuenzahl vorkommenden Arten, so werden die Unterschiede zwischen der Fauna der Gegend von Tvärminne und dem Meerestriftmaterial indes noch grösser. Hier seien nur einige der bemerkenswertesten erwähnt, Arten, die früher nicht in Finnland gefunden worden oder die bei uns sehr selten sind oder nur auf Åland oder in Ostfinnland vorkommen.

Für die Fauna Finnlands neue Arten:

Calosoma denticolle Gebl. 1 Ex., Brännskär, 30. Aug. (R. Storå). Die Art ist früher nicht in Fennoskandia gefunden. Bisher aus Rumänien, Russland und Sibirien bekannt.

Aphodius lividus Herbst. 7 Exx. in einem flottierenden *Fucus*-Bett im Finnischen Meerbusen ausserhalb Långskär, 31. Aug. (R. Storå). Kommt im Südbaltikum und in Schweden vor.

Seltene Arten in Finnland:

Panagaeus crux major L. Südliche Art.

Chlaenius tristis Schall. Im südlichsten Finnland sehr selten.

Chl. sulcicollis Payk. 1 Ex., Brännskär, 13. Juni (R. Frey). Die Art ist früher aus Finnland nur in einem Ex. bekannt, das i. J. 1934 auf der Landzunge Hangöudd bei Täcktom von Håkan Lindberg gefunden wurde.

Badister peltatus Panz. In Südfinnland selten.

Stenus pusillus Steph. Verbreitet, aber überall selten.

Philonthus ebeninus Grav. Ebenso.

Myllaena gracilis Matth. Selten, aus N und Ta bekannt.

Dilacra luteipes Er. In wenigen Exx. aus Ab, Ik und Ok bekannt. Auf dem Ladogasee (Nordqvist).

Atheta hygrotopora Kr. Sehr selten. Von Nordqvist auf dem Ladogasee gefunden.

A. magniceps J. Sahlb. Selten, auf dem Ladogasee (Nordqvist).

A. fallaciosa Sharp. Selten, auf dem Ladogasee (Nordqvist).

A. orphana Er. Selten.

Helophilus nubilus F. Südliche Art, von W. Hellén auf Pien-Tytärsaari gefunden.

Adalia conglomerata L. Selten.

Typhaea stercorea L. Sehr selten, nur Al und Ab.

Aphthona euphorbiae Schrank. Von Nordqvist auf dem Ladogasee gesammelt, sonst erst neulich in Finnland an zwei küstennahen Fundorten (Helsingfors und Ik) wiedergefunden. Die Art dürfte in Estland an der Küste auf *Euphorbia palustris* nicht selten sein.

Longitarsus nigerrimus Gyll. Verbreitet, aber selten.

Nur aus Åland oder Ostfinnland bekannte Arten:

Acupalpus flavicollis Sturm. Kommt nur in Ik, Kl, Sa und Kb vor.

Atheta languida Er. Bis jetzt nur von Tytärsaari draussen im Finnischen Meerbusen bekannt (W. Hellén).

Pseudotyphlus pilumnus Gyll. Ebenso von Tytärsaari bekannt (U. Saalas), sowie ausserdem von Sa und der Karelischen Landenge.

Acanthosoma haemorrhoidale L. Bis jetzt nur in 2 Exx. aus Åland bekannt.

Jalla dumosa L. In den Sammlungen nur 3. Exx. aus Ostfinnland (Kb. Joensuu, Pielisjärvi, Linnaniemi).

Alle diese vorstehenden Arten sind, mit Ausnahme von *Chlaenius sulcicollis*, der Insektenfauna der Gegend von Tvärminne fremd. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass einige dieser Arten früher bei uns unter ähnlichen Verhältnissen an Meeresufern oder an küstennahen Fundplätzen angetroffen worden sind, wie *Chlaenius sulcicollis, Atheta languida, Aphthona euphorbiae, Pseudotyphlus pilumnus.*

Um den Unterschied in der Zusammensetzung der Insektenfauna der Gegend von Tvärminne und in dem Meerestriftmaterial weiter zu beleuchten, seien hier einige Artenverzeichnisse mitgeteilt, die die häufigsten und charakteristischsten stenotopen Arten auf zwei der gewöhnlichsten Biotopen der Gegend von Tvärminne in der Nähe der Meeresküste enthalten.

Nach Håkan Lindberg (1932) kommen auf einem ausgedehnten, bei hohem Wasserstand überschwemmten Ufer bei dem Dorfe Täcktom by W von Hangö am häufigsten folgende Hemipteren- und Coleopterenarten vor:

Salda lateralis Fall.
» littoralis L.
» pallipes F.
» pilosella Thoms.
» fennica Reut.
Chlamydatus saltitans Fall.
Bembidion bipunctatum L.
Haliplus lineatus Aubé
Deronectes depressus F.
Paederus fuscipes Curt.
Dryops Ernesti Goz.
Heterocerus flexuosus Steph.
[Ochthebius marinus Payk.]
Laccobius decorus Gyll.
[» minutus L.]
Enoplurus spinosus Stev.

Mit Ausnahme der 2 eingeklammerten sehr verbreiteten Arten fehlen alle übrigen in dem ans Land gespülten Meerestriftmaterial.

Laut den intensiven Untersuchungen von KROGERUS (1932) treten folgende eucönen Hemipteren- und Coleopterenarten auf den Küstendünen in der Gegend von Tvärminne auf:

Gonianotus marginepunctatus Wolff.
Phimodera humeralis Dalm.
Liburnia excisa Mel.
Cicindela maritima Dej.
Dyschirius obscurus Gyll.
Amara fulva Deg.
« Quenseli Schönh.
Bledius arenarius Payk.
Liodes ciliaris Schmidt
Saprinus rugifrons Payk.
Paratinus femoralis Er.
Anthicus sellatus Panz.
Eonius bimaculatus Gyll.
Cneorrhinus plagiatus Schall.
Aegialia arenaria F.

Von diesen findet sich in dem Meerestriftmaterial nur *Amara Quenseli*, alle übrigen fehlen. Aus KROGERUS' Arbeit (1932) geht weiter hervor, dass auf diesen Sanddünen unter anderen eine Anzahl litorale Käferarten auftreten, von denen *Agonum marginatum*, *Stenus incrassatus*, *St. crassus*, *St. buphthalmus*, *Atheta vestita*, *A. punctiiceps*, *A. flavipes* angeführt seien. Diese kommen auch nicht in dem Seenotmaterial vor, dagegen aber ganz andere Arten derselben Gattungen.

Alle oben erwähnten Umstände verleihen dieser ans Land getriebenen Insektenfauna m. E. ein für die Fauna der Gegend von Tvärminne stark abweichendes Gepräge. So kommen in dem Material zahlreiche Arten vor, die bisher nie bei Tvärminne oder längs der Küste 5—7 Meilen ostwärts beobachtet worden sind, trotzdem diese Gegenden und besonders ihre Meeresuferfauna zu den bestuntersuchten in Finnland gehören dürften. Manche dieser dem Gebiet fremden Elemente sind von früher her nur von der Karelischen Land-

enge oder von Åland bekannt, andere Arten sind erst in den letzten Jahren im Lande an küstennahen Fundorten entdeckt worden. Zwei Arten waren früher nicht aus Finnland bekannt. Dieses fremdartige Gepräge des Seenotmaterials wird weiter durch das Fehlen zahlreicher für die Ufer bei Tvärminne charakteristischer halophiler Arten verstärkt. Falls man annehmen könnte, dass es sich in den beiden beschriebenen Fällen um einen Massentransport von Insekten von der estnischen Küste her handelt, würde vieles von den Eigentümlichkeiten der Zusammensetzung dieses Meerestriftmaterials eine natürliche Erklärung finden.

Die meterologischen Verhältnisse. Wie erwähnt, wurden die ersten Beobachtungen am 13. Juni gemacht. Untersuchen wir die Witterung während der nächstvorhergehenden Tage, so finden wir, dass am 11. Juni längs der Südküste Finnlands recht schwache SW-Winde, ein relativ hoher Barometerdruck und recht niedriger Wasserstand herrschten. Am 12. Juni und in der Nacht zum 13. Juni zog ein heftigeres Gewitter über den Finnischen Meerbusen, wobei ein SE-Wind längs der Südküste unseres Landes und wahrscheinlich auch längs der estnischen Küste hinging. Das Wasser stieg beträchtlich, in Tvärminne wurde eine Erhöhung des Meeresniveaus um 22 cm gemessen. Das Gewitter war von starkem Regenfall begleitet, die Temperatur war niedrig, 11—13° C, die Temperatur des Oberflächenwassers war ca. 10° C.

Am 13. Juni, wo das Massenauftreten zuerst bemerkt wurde, herrschte wieder schönes, sonniges Wetter. Der Wind hatte sich überall im Finnischen Meerbusen nach SW gedreht und war zeitweise recht stark, bis 5—6 m/sek. An den folgenden Tagen (14.—17. und 19. Juni) war im allgemeinen heiteres Wetter mit abnehmenden SW- bis SE-Winden (Ausnahme 15—16. Juni).

An dem Tage vor dem Tag, an dem die Beobachtungen zuerst gemacht wurden, herrschten also im Finnischen Meerbusen Hochwasser, kräftige Niederschläge und starke E-Winde. Es ist anzunehmen, dass hierbei von meeresnäheren Teilen der Küsten ein Teil von deren Insektenfauna infolge einer Zusammenwirkung mehrerer Faktoren, wie Niederschläge, starke Winde und Überschwemmung, in

das Meer hinausgeweht oder -gespült wurde und dass derselbe dann in Trift westwärts geriet. Da der Wind dann am folgenden Tag in starken SW umschlug, wurden die auf der Meeresoberfläche schwimmenden Insektenmassen gegen die finnische Küste getrieben. Der Teil, der in geschützten Buchten gelandet war, begab sich dann, jenachdem der Wasserstand sank, auf das Trockene hinauf. Nun können manche dieser Triftinsekten von den finnischen Küsten herstammen, dies dürfte jedoch nur in geringem Umfang der Fall sein, da grössere maritime tiefliegende Gebiete grösstenteils fehlen oder durch unseren reichen Schärenarchipel geschützt sind. An der Westküste der Karelischen Landenge und an der estnischen Küste gibt es jedoch in viel grösserer Ausdehnung offene und weit hinaus seichte Küsten, auf denen eine solche Abspülung leicht stattfinden kann. Meteorologische und topographische Verhältnisse scheinen mithin am meisten für einen Transport dieser Meerestriftinsekten von der estnischen Küste her zu sprechen. Der Weg von der estnischen Seite her ist auch kürzer, an der schmalsten Stelle (Porkkala—Rohu) nur 5 Meilen, und eine Überquerung würde hier mit der Oberflächenströmung nach der höchsten im Finnischen Meerbusen gemessenen Oberflächenströmungsgeschwindigkeit von ca. 60 cm/sek berechnet ca. 24 St., theoretisch also einen Tag in Anspruch nehmen. Bei direktem Wassertransport muss es jedoch in Wirklichkeit viel länger dauern, da die Meeresströmungen hauptsächlich in der Längsrichtung des Finnischen Meerbusens orientiert sind. Jedenfalls ist der Weg von der Karelischen Landenge bedeutend länger. Wie erwähnt, war ein grosser Teil der angespülten Insekten in guter Verfassung, was kein zu langes Umhertreiben auf dem offenen Meer voraussetzen lässt.

Von den Verhältnissen bei der anderen Invasion am 30.—31. August sei kurz erwähnt, dass die meterologischen Daten der Hauptsache nach ähnliche waren, starke E-Winde an den nächst vorhergehenden Tagen mit Drehung nach SW an dem Tag, wo die Beobachtungen gemacht wurden.

Die oben angeführten meteorologischen Tatsachen geben meiner Ansicht nach der auf die faunistischen Verhältnisse gegründeten Annahme eine weitere Stütze, dass *es sich in den beiden beschriebenen Fällen um einen Massentransport von Insekten von der estnischen Küste*

her handelt, der durch eine gemeinsame Folge günstiger meteorologischer und anderer verbreitungsfördernder Faktoren ermöglicht worden ist. Ein Transport von der Karelischen Landenge oder von Åland her, wo einigermassen ähnliche Artzusammensetzungen vorkommen, ist dagegen schon darum viel unwahrscheinlicher, weil die dafür erforderliche Transportzeit sehr lang ist.

Experimentelles über die Widerstandsfähigkeit der Triftinsekten. Um festzustellen, wie die Insekten die mit einem solchen Transport über die Ostsee verbundenen Schwierigkeiten überwinden können, habe ich auf der Zoologischen Station Tvärminne einige einfache Experimente teils mit dem angespülten Material, teils mit Material von der Station ausgeführt. Um zu prüfen, wie lange sich verschiedene Insekten auf der Oberfläche des Meerwassers am Leben erhalten können, wurden einige Insektenarten auf mit Meerwasser gefüllte Glasschalen placiert, die in einem schattigen und kühlen Raum aufbewahrt wurden. Die Tabelle Nr. 2 gibt einige Resultate dieser Versuche wieder.

TABELLE Nr. 2.

Flottierungsversuche mit Insekten auf Meereswasser.

Art:	Blieb auf Meereswasser in einem kühlen Raum am Leben:
Hylobius abietis	21 Tage
Melasoma populi	6 »
Coccinella 7-punctata	5 »
Corymbites aeneus	5 »
Geotrupes sylvaticus	10 »

Diese einfachen Versuche zeigen, dass wenigstens grössere Insekten in unseren Gewässern eine Seereise von 1—2 Tagen leicht überleben dürften. Die früher zitierte Vermutung Nordqvist's, dass die auf dem Ladogasee beobachteten Insektenmengen ungefähr 8 Tage lang umhergetrieben sind, gewinnt hierdurch auch eine weitere Stütze.

Bei stärkerem Seegang werden die Seenotinsekten sicher während längerer oder kürzerer Zeit unter die Wasseroberfläche gedrückt. In eine entsprechend kritische Lage geraten sie, wenn sie in die Brandungszone der Küste kommen und hier sich in den eingesunkenen treibenden Tangmassen ausserhalb der Ufer verstricken. Um zu ermitteln, wie lange manche Insekten einen Aufenthalt im Meerwasser ohne Zutritt von atmosphärischer Luft aushalten können, wurden eine ziemlich grosse Anzahl Insektenarten in mit Meerwasser gefüllte umgekehrte Glaskolben eingeschlossen, die wiederum 1—2 m tief auf den Meeresbode gesenkt wurden. Es zeigte sich, dass die versenkten Versuchstiere sehr schnell, nach ca. 2—10 Minuten, unbeweglich wurden, in Paralysie verfielen. Dies beruhte wahrscheinlich vor allem auf einer Kältewirkung, da das Meerwasser zur Zeit der Versuche eine Temperatur von bloss + 10 bis + 14° C besass. Wie sich ergab, konnten die meisten der versenkten Tiere, von denen einzelne Exemplare nach

TABELLE Nr. 3.

Versenkungsversuche mit Insekten im Meereswasser (Salzgehalt ca. 5‰, Temperatur + 11 bis + 14°).

Arten, die in Meereswasser ohne Luftzufuhr 1 2 m. tief versenkt waren:	Herausgenommen nach:	Zeigten nach dem Herausnehmen die ersten Lebenszeichen nach:
Melasoma populi	61 Std.	5 Std. 35 Min.
Coccinella 7-punctata	48 » 50 Min.	2 » 15 »
Hylobius abietis	39 »	24 »
Cytilus sericeus	39 »	1 »
Elasmucha grisea	24 »	2 » 9 »
Corymbites aeneus	24 »	1 »
» sjaelandicus	24 »	25 »
Neottioglossa inflexa	24 »	1 » 5 »
Acanthocinus aedilis	22 »	29 »
Pieris napi	21 »	38 »
Syrphus ribesii	21 »	1 » 35 »
Lycaena astrarche	19 »	35 »
Elasmostethus interstinctus	15 »	1 » 40 »
Halyzia 16-punctata	12 »	1 » 16 »

und nach zur Kontrolle herausgenommen wurden, in diesem paralysierten Zustand und bei dieser relativ niedrigen Temperatur einen ziemlich langen, in manchen Fällen geradezu erstaunlich langen Aufenthalt ohne Luftzufuhr in dem Meerwasser aushalten. Die Tabelle Nr. 3 veranschaulicht die maximalen Zeiten, die verschiedene Arten unter diesen Verhältnissen überstehen können, ohne das Leben einzubüssen.

Diese Versuche scheinen zu zeigen, dass wenigstens manche der untersuchten Insektenarten der bei der Landung an der fremden Küste eventuell bestehenden Gefahr einer Versenkung unter die Meeresoberfläche selbst während einer Zeit, die zwischen einem halben und zwei und einem halben Tag schwankt, trotzen können, wahrscheinlich jedoch unter der Voraussetzung, dass sich die Temperatur des Meereswassers relativ niedrig hält.

Schlusswort. Im Obigen habe ich eine Beschreibung einiger eigentümlichen Masseninvasionen von Insekten längs der Südküsten Finnlands im Sommer 1935 zu geben versucht. Im Anschluss daran habe ich über einige experimentelle Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit einiger Insektenarten bei längerem Aufenthalt auf oder unter der Meeresoberfläche berichtet. Ferner ist auf Grund meteorologischer und faunistischer Tatsachen die Vermutung ausgesprochen worden, dass die betreffenden an die Ufer geworfenen Insektenmassen hauptsächlich mit dem Wind und den Wellen von Süden, also von den estnischen Küsten hierher transportiert worden sind. Da, wie einleitungsweise hervorgehoben wurde, eine allseitige und gründliche Untersuchung der Frage nach den Möglichkeiten einer direkten passiven Verbreitung der Insekten über die Ostsee und deren Buchten von recht grossem Interesse für die nordische Entomogeographie sein würde, wäre zu wünschen, dass diese Mitteilung den Anstoss zu ähnlichen Untersuchungen und Beobachtungen auf anderen Seiten gäbe und dadurch eine Zusammenarbeit zur Lösung dieser Frage zustande gebracht würde.

TABELLE Nr. 4.

Die Zusammensetzung des Insektenbestandes während der beiden Invasionen 13.—17. Juni und 30.—31. Aug. 1935 in Tvärminne.

Arten	13.—17 Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Collembola (lebend)					
Collembola spp. dir.	> 1,000	> 1,000	> 1,000	> 1,000	> 1,000
Odonata (tot)					
Erythromma najas Hans.	1	—	—	—	1
Nehalennia speciosa Charp.	1	—	—	—	.
Aeschna juncea L.	1	—	.	.	.
Epitheca bimaculata Charp.	1	.	.	.	—
Hemiptera (lebend)					
Corixidae					
Corixa semistriata Fieb. ..	—	—	—	2	1
» fossarum Leach ..	—	1	—	—	—
Saldidae					
Salda orthochila Fieb. ..	—	—	—	—	1
» saltatoria L.	—	—	—	—	3
» opacula Zett.	2	—	—	1	7
Anthocoridae					
Scoloposcelis pulchella Zett.	—	1	—	—	—
Miridae					
Lygus pratensis L.	3	—	2	1	> 30
Camptobrochis punctulatus Fall.	—	—	—	—	2
Stenodema virens L.	1	—	—	—	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Nabidae					
Nabis ferus L.	2	2	—	—	5
Gerridae					
Gerris rufoscutellatus Latr.	—	—	1	—	15
» lacustris L.	—	—	—	—	2
Aradidae					
Aradus corticalis L.	—	—	1	—	—
Lygaeidae					
Nysius thymi Wolff	—	2	—	—	1
Cymus glandicolor Hhn...	—	2	1	—	1
» claviculus Fall.	>50	>50	>50	>50	—
Ischnorhynchus resedae Panz.	—	—	—	1	—
Pamera fracticollis Schill...	7	9	—	3	—
Pamera lurida Hhn.	7	—	2	—	—
Stygnocoris pedestris Fall.	—	—	—	—	5
Peritrechus angusticollis F. Sahlb.	—	—	—	—	1
» geniculatus Hhn.	—	—	—	—	1
» nubilus Fall. ..	—	—	—	—	3
Sphragisticus nebulosus Fall.	—	—	—	—	1
Aphanus pini L.	—	—	—	—	2
Drymus silvaticus F.	1	—	—	—	12
» brunneus F. Sahlb.	—	—	—	—	2
Eremocoris plebejus Fall...	—	—	—	—	1
Scolopostethus affinis Schell.		1			20
Gastrodes abietis L.	1	4	2	—	>50
» ferrugineus L. ..	—	—	—	—	2

Arten	13.—17. Juni				30.—31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Läng-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Coreidae					
Stictopleurus crassicornis L.	—	—	—	—	1
Piesmidae					
Piesma maculata Lap. ..	2	1	2	—	17
Pentatomidae					
Chlorochroa pinicola M.&R.	>25	>25	>25	>25	—
Dolycoris baccarum L. ..	2	1	2	4	20
Eurydema oleraceum L. ..	—	—	—	—	1
Acanthosoma haemorrhoidale L.	1	—	—	1	—
Elasmucha grisea L.	>100	>100	>100	>100	>100
Elasmostethus interstinctus L.	>100	>100	>100	>100	>100
Picromerus bidens L.	—	—	—	—	1
Jalla dumosa L.	—	—	—	—	3
Thyreocoris scarabaeoides L.	1	—	1	—	—
Homoptera (p.pt. tot)					
Jassidae					
Aphrodes histrionicus F. ..	—	—	—	—	5
Cicadula 6-notata Fall. ..	2	—	—	—	2
Euscelidae					
Deltocephalus striatus L...	2	1	—	—	
Psyllidae					
Aphalara calthae L.	—	—	—	—	9
Trioza acutipennis Zett. ..	—	—	—	—	2

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Brännskär	Skomakarskär	Långskär	Segelskär	Långskär (incl. Brännskär)
Coleoptera (lebend)					
Carabidae					
Calosoma denticolle Gyll. . .	—	—	—	—	1
Notiophilus aquaticus L. . .	—	—	—	—	8
» palustris Duft.	1	2	1	1	—
» biguttatus F. . .	1	—	—	—	3
Elaphrus uliginosus F. . .	1	—	—	—	—
Blethisa multipunctata L.	1	1	—	—	—
Loricera pilicornis F. . . .	5	6	3	3	11
Clivina fossor L.	1	—	—	1	—
Dyschirius Lüdersi Wagn.	3	—	—	—	—
» globosus Hbst.	—	1	—	1	—
Bembidion lampros Hbst.	1	—	—	2	—
» obliquum Strm . .	3	—	3	3	11
» gilvipes Strm	—	—	1	1	—
» transparens Gebl. . .	20	6	—	—	2
» humerale Strm . .	—	—	1	—	—
» 4-maculatum L. . .	>50	35	35	25	20
» doris Panz.	30	30	30	30	25
» biguttatum F. . . .	1	—	—	—	—
» guttula F.	3	2	1	2	1
Panagaeus crux major L. . .	6	1	—	—	—
Chlaenius tristis Schall. . .	3	2	—	—	—
» sulcicollis Payk.	1	—	—	—	—
Badister bipustulatus F. . .	—	1	1	—	—
» peltatus Panz. . .	4	3	1	3	—
Harpalus pubescens Müll. . .	—	—	—	—	2
» latus L.	—	—	—	1	—
» luteicornis Duft	—	—	—	1	—
Acupalpus flavicollis Strm	—	1	—	2	—
» dorsalis F. . . .	10	4	2	12	2
» exiguus Dej. . .	—	—	1	—	—
Tetraplatypus similis Dej.	—	—	—	—	3
Bradycellus collaris Payk.	—	—	—	—	8
Trichocellus placidus Gyll.	—	—	—	—	2

Arten	13.—17. Juni				30.—31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Anisodactylus binotatus F.	1	1	—	—	1
Amara plebeja Gyll.	12	9	7	11	—
» similata Gyll.	3	—	—	—	1
» lunicollis Schdte ..	3	4	2	1	—
» eurynota Panz. ..	—	—	—	—	1
» familiaris Duft ..	6	1	1	2	—
» tibialis Payk.	1	1	—	1	—
» bifrons Gyll.	—	—	—	—	1
» Quenseli Schönh...	—	—	—	—	1
» apricaria Payk. ..	—	—	—	—	3
Pterostichus coerulescens L.	—	—	—	—	—
» vernalis Panz.	—	—	—	1	—
» nigritus F. ..	—	7	1	1	2
» minor Gyll...	2	7	3	12	1
» diligens Strm	—	1	—	—	—
Agonum sexpunctatum L.	2	2	1	2	—
» viduum Panz. ..	5	6	—	1	—
» fuliginosum Panz.	3	3	—	—	2
» Thoreyi Dej.	—	1			—
Lebia crux minor L.	1			—	—
Metabletus truncatellus L.	—	—	—	1	—
Microlestes minutulus Goeze	1	—	2	—	7
Dytiscidae					
Coelambus impressopunctatus Schall.	—	1	—	1	—
Hydroporus erythrocephalus L.	—	—	—	—	1
» palustris L.	—	—	—	1	—
» striola Gyll.	—	—	—	—	1
» tristis Payk.	1	1	2	10	1
» umbrosus Gyll. ..	—	3	2	7	—
» melanoceph. Marsh.	—	—	—	1	—
» discretus Fairm. ..	—	1	—	—	—
» nigrita F.	1	—	—	1	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Gaurodytes bipustulatus L.	.	.	.	.	1
» nigroaeneus Er. . .	—	.	—	2	1
» congener Thunb.	—	.	1	2	—
Ilybius subaeneus Er.	.	.	.	1	1
» ater Deg.	—	1	—	—	
» guttiger Gyll.	2	1	—	—	—
» aenescens Thoms. .	1	.	—	—	7
Colymbetes Paykulli Er. . .	—	.	—	1	—
Gyrinidae					
Gyrinus natator L.	—	1	.	.	—
» Paykulli Ochs. . .	—	—	1	—	—
Gyrinulus minutus F.	—	—	—	1	—
Silphidae					
Necrophorus vespilloides Hbst.	—	—	—	—	2
» vespillo L. . .	—	—	—	—	1
Aclypea opaca L.	1	—	.	—	—
Scaphididae					
Scaphosoma agaricinum L.	—		.	1	
Staphylinidae					
Micropeplus tesserula Curt.	1	.	.	—	.
Phyllodrepa nigra Grav. . .	1	—	—	—	—
Lathimaeum atrocephalum Gyll.	1	—	—	.	
Acidota crenata F.	> 100	> 100	> 100	> 100	> 100
Geodromicus plagiatus F. . .	3	3	2	—	10
Trogophloeus bilineatus Steph.	1	2	—	—	3
» rivularis Motsch.	1	1	2	1	.
» corticinus Grav.	> 50	> 50	> 20	> 30	> 10
Oxytelus rugosus F. . . .	> 50	> 20	> 40	> 60	> 50

Arten	13.—17. Juni				30.—31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Oxytelus nitidulus Grav...	24	15	5	2	18
» tetracarinatus Block.....	—	—	—	—	1
Platystethus arenarius » Fourcr.....	—	1	—	1	3
» nodifrons Sahlb.	—	—	1	—	—
Bledius fracticornis Payk.	—	—	—	—	4
Stenus juno F.....	13	6	5	1	—
» canaliculatus Gyll.	16	3	1	4	—
» pusillus Steph. ..	1	—	—	—	1
» pumilio Er.	1	—	-	—	
» crassus formicetorum Mann.	—	1	—	-	—
Paederus riparius L.	—	—	—	1	—
Scopaeus laevigatus Gyll...	2	—	—	—	1
Lathrobium terminatum Grav.	5	5	2	2	1
» rufipenne Gyll.	6	1	1	—	—
» elongatum L.	1	—	—	—	—
Leptacinus linearis Grav...	—	—	—	—	1
Actobius cinerascens Grav.	7	22	—	—	—
Philonthus atratus Grav.	—	6	—	-	-
» ebeninus Grav. ..	1	6	—	—	1
» concinnus Grav...	9	14	2	—	1
» varius Gyll.	1	—	—	—	
» umbratilis Grav...	1	—	—	—	—
» corvinus Er.	2	—	-	—	-
» quisquiliarius Gyll.	2	2	—	-	—
» nigritus Grav. ..	—	5		—	—
» micans Grav.	4	5	-	—	—
» virgo Grav.	1	1	—	—	—
» trossulus Nordm.	1	—	1	—	—
» sp. (nigritulus) ..	3	14	7	1	2
Staphylinus fuscatus Grav.	1	—	—	—	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Brännskär	Skomakarskär	Långskär	Segelskär	Långskär (incl. Brännskär)
Staphylinus aeneocephalus Deg.	—	—	—	—	2
Quedius boops Grav.	—	—	—	—	1
Mycetoporus brunneus Marsh.	1	2	2	1	1
» v. longulus Mann.	—	—	1	—	—
» splendidus Grav.	—	2	—	—	—
Tachyporus chrysomelinus L.	2	3	1	—	—
» scutellaris Rye	1	—	—	—	—
» hypnorum F.	1	1	—	—	—
» abdominalis F.	—	1	—	—	1
Gymnusa brevicollis Payk.	3	3	—	—	—
Myllaena intermedia Er.	—	—	1	—	—
» gracilis Matth.	1	—	—	—	—
» minuta Grav.	—	1	—	—	1
Falagria sulcata Payk.	1	—	—	—	—
Tachyusa atra Grav.	4	—	2	4	1
Amischa analis Grav.	10	5	—	1	1
Atheta luteipes Er.	7	—	—	—	—
» gregaria Er.	—	—	—	—	9
» languida Er.	1	—	—	—	—
» luridipennis Mann.	—	—	1	—	—
» Gyllenhali Thoms.	2	3	—	—	—
» vaga Heer	34	19	3	18	3
» gemina Er.	31	15	—	1	1
» magniceps J. Sahlb.	2	—	1	—	—
» fallaciosa Sharp	7	—	—	—	—
» debilis Er.	1	—	—	1	—
» angustula Gyll.	1	3	2	1	—
» brunnea F.	1	2	—	—	—
» excellens Kr.	—	—	—	—	1
» myrmecobia Kr.	42	4	—	—	1
» graminicola Grav.	—	1	—	—	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Atheta sordida Marsh. ..	1	—	—	—	—
» pygmaea Grav. ..	14	—	—	—	—
» orphana Er.	1	—	—	—	—
» fungi Grav.	24	6	—	1	—
» v. orbata Er.	5	—	—	—	—
Zyras collaris Payk.	5	3	—	—	—
Calodera aethiops Grav. ..	1		—	—	
» riparia Er.	2	3			
Oxypoda umbrata Gyll. ..			—	—	1
Aleochara brevipennis Grav.	10	5	1	—	—
» tristis Grav. ..	—	—	—	—	1
» lanuginosa Grav.	—	—	—		1
Aleochara moerens Gyll. ..	—	—	—	—	2
» verna Say	2	1	—	—	52
Pselaphidae					
Brachygluta fossulata Reich.	—	—	1	—	—
Rybaxis sanguinea Reich.	2	1	—	—	—
Hydrophilidae					
Ochthebius marinus Payk.	2	—	3	4	—
Limnebius truncatellus Thunb.	2	2	2	10	8
» truncatulus Thoms.	—	—	—	1	—
Helophorus nubilus F. ..	—	—	—	—	2
» tuberculatus Gyll...	—	—	—	—	2
» guttulus Motsch. ..	—	—	—	1	10
» granularis L.	4	—	—	9	—
» viridicollis Steph...	1	—	—	10	1
Coelostoma orbiculare F...	3	—	2	7	—
Cercyon litoralis Gyll. ..	—	—		1	—
» haemorrhoidalis F.	—	—	—	—	2
» melanocephalus F.				1	4
» marinus Thoms...	—	—	1	1	2

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Cercyon terminatus Marsh.	—	—	1	—	5
» pygmaeus Ill. ..	5	—	—	5	4
» unipunctatus L...	—	—	—	1	—
» quisquilius L. ..	—	—	—	1	1
» nigriceps Marsh...	—	—	—	—	1
» convexiusculus Steph.	—	1	1	—	1
» analis Payk.	7	1	—	5	1
Cryptopleurum minutum F.	3	1	—	10	40
Hydrobius fuscipes L.	—	—	1	—	—
» v. Rottenbergi Gerh.	1	—	—	3	—
Anacaena limbata F.	2	—	1	43	1
Laccobius minutus L.	4	—	—	3	—
» biguttatus F. ..	—	—	—	3	—
Enochrus frontalis Er. ..	1	—	—	5	—
» 4-punctatus Hbst.	—	—	—	3	—
» bicolor F.	1	1	—	—	—
» Sahlbergi Fauv. ..	—	—	—	1	—
» testaceus F.	—	1	—	1	—
» minutus F.	3	2	1	35	—
» coarctatus Gredl. ..	—	—	2	7	—
Chaethartia seminulum Hbst.	1	—	—	—	—
Berosus luridus L.	—	—	1	3	—
Histeridae					
Platysoma angustulum Hoffm.	2	—	—	—	—
Scarabaeidae					
Aphodius fossor L.	—	—	—	1	—
» rufipes L.	—	—	—	—	1
» fimetarius L. ..	—	—	—	—	> 50
» sordidus F.	—	—	—	—	3

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Aphodius lividus L.	—	—	—	—	6
» niger Panz.	4	—	1	2	—
Aegialia sabuleti Panz. ..	1	—	—	—	—
Helodidae					
Cyphon variabilis Thunb...	3	—	1	10	2
» padi L.	1	—	1	4	—
Heteroceridae					
Heterocerus fusculus Kees.	4	—	—	—	—
Georyssidae					
Georyssus crenulatus Rossi	—	—	—	1	—
Byrrhidae					
Simplocaria semistriata F.	—	—	—	—	>50
Cytilus sericeus Forst.	>50	>50	>50	>50	—
Byrrhus fasciatus Forst. ..	4	—	—	—	—
» pustulatus Forst.	—	—	1	—	—
Cantharidae.					
Cantharis 4-punctata Müll.	—	4		7	-
Rhagonycha limbata Thoms.	—	1	—	-	—
Malachiidae					
Malachius bipustulatus L.	1	—	—	—	—
Dasytes plumbeus Müll. ..	—	-	1	-	—
Elateridae					
Elater balteatus L.	1	-	-	—	-
Corymbites sjaelandicus Müll.		1	—	—	—
Agriotes lineatus L.	-	—	4	4	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Anobiidae					
Ernobius nigrinus Strm ..	—	1	—	—	—
Byturidae					
Byturus tomentosus F. ..	—	—	—	1	—
Nitidulidae					
Meligethes aeneus F.	—	—	3	—	—
Omosita colon L.	3	1	1	—	2
Epuraea rufomarginata Steph.	1	2	2	—	—
» unicolor Ol.	—	1	—	—	—
» bipunctata Er. ..	1	—	—	—	—
» pygmaea Gyll. ..	1	1	—	—	—
Phalacridae					
Phalacrus substriatus Gyll.	12	—	2	1	10
Olibrus bimaculatus Küst.	—	1	—	—	—
Corylophidae					
Orthoperus brunnipes Gyll.	—	—	—	—	4
Sphindidae					
Sphindus dubius Gyll.	1	—	—	—	—
Erotylidae					
Cryptophagus corticinus Thoms. ..	—	—	—	—	2
» scanicus L.	—	—	—	—	2
Atomaria ruficornis Marsh.	5	5	—	—	—
» apicalis Er.	—	—	—	—	2
» analis Er.	—	—	—	—	4
» umbrina Gyll. ..	3	—	—	—	—
» alpina Heer ..	—	1	—	—	—
» fuscicollis Mann.	—	1	—	—	—
Ephistemus globulus Payk.	1	—	—	—	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Brännskär	Skomakarskär	Långskär	Segelskär	Långskär (incl. Brännskär)
Lathridiidae					
Lathridius lardarius Deg...	—	—	1	—	—
» rugicollis Ol. ..	1	—	—	—	—
Corticaria ferruginea Marsh.	—	1		—	—
Corticarina gibbosa Hbst.	6	2	—	—	3
» fuscula Gyll...	3	1	—	1	6
Mycetophagidae					
Typhaea stercorea L.	—	—	—	—	2
Coccinellidae					
Coccidula rufa Hbst.	1	—	—		
Hippodamia 13-punctata L.	6	1	1	5	20
» 7-maculata Dzg.	1	—	—	—	10
Adonia variegata Goeze ..	—	—	—	—	1
Anisosticta 19-punctata L.	1				—
Adalia conglomerata L. ..	1	—	—		—
» bipunctata L.	1	—	—	1	25
Coccinella 7-punctata L...	>100	>100	>100	>100	>50
» hieroglyphica L.	5	2	3	2	3
Halyzia 16-guttata L. ..	4	—	—	1	—
Myrrha 18-guttata L.	1	—	—		—
Calvia 14-guttata L.	—	—	—	1	6
Paramysia oblongoguttata L.	1		—	—	—
Anatis ocellata L.	1	1	—	1	1
Chilocorus renipustulatus Scriba	1	—			—
» bipustulatus L.	—	—	—	—	1
Pythidae					
Salpingus ater Gyll.	—	1	7	—	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Anthicidae					
Notoxus monoceros L. ..	1	1	—	1	—
Anthicus floralis L.	—	—	—	—	3
» ater Panz.	—	—	—	2	—
» antherinus L. ..	5	—	1	3	35
Mordellidae					
Anaspis frontalis L.	—	—	2	—	—
Lagriidae					
Lagria hirta L.	1				
Chrysomelidae					
Chrysomela staphylea L...	—	—	—	—	4
» varians Schall.	—	—	—	—	1
Gastroidea polygoni L. ..	5	—	2	4	—
Phaedon cochleariae F. ..	—	—	1	—	—
Melasoma populi L.	>100	>100	>100	>100	—
Galerucella grisescens Joann.	10	20		10	—
Lochmaea capreae L.	1	—	—	—	—
Phyllotreta vittula Rdtb.	2	—	—	3	1
» nemorum L.....	—	—	—	—	2
» undulata Kutsch.	7	—	1	4	—
» vittata F.	2	—	10	10	4
» a. discredens Weise	—	—	3	—	—
» atra F.	2	—	—	—	1
Aphthona euphorbiaeSchsk.	3	3	—	—	1
Haltica spp.	10	—	—	1	—
Longitarsus succineus Fond.	—	—	—	—	1
» atricillus Gyll. ..		—	—	—	4
» nasturtii F.	1	—	—	—	10
» holsaticus L.	—	—	2	—	—
» luridus Scop.	—	—	—	—	1
» nigerrimus Gyll.	1	—	3	—	2

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Chalcoides fulvicornis F. ..	1	1	1	1	—
Chaetocnema concinna Marsh.	2	1	—	—	10
» hortensis Geoffr.	8	1	9	11	1
Cassida nebulosa L.	15	—	—	1	—
» denticollis Suffr. ..	3	—	—	—	—
Curculionidae					
Apion marchicum Hbst. ..	—	—	—	—	1
» frumentarium Payk.	—	—	—	1	4
» virens Hbst.	—	—	—	—	4
» apricans Hbst.	—	—	1	—	—
Sitona suturalis Steph. ..	1	—	—	—	5
» flavescens Marsh. ..	—	—	—	—	1
» hispidulus F.	—	—	—	—	1
Bagous lutosus Gyll.	—	—	1	—	—
Dorytomus affinis Payk. ..	1	—	—	1	—
Pseudotyphlus pilumnus Gyll.	1	—	—	—	—
Magdalis sp.	4	—	—	—	—
Hylobius abietis L.	3	1	—	—	—
Phytonomus adspersus F.	—	—	1	—	—
» rumicis L...	—	—	—	1	—
Ceutorrhynchus floralis Payk. ..	9	—	2	—	—
» rapae Gyll.	—	—	—	—	1
Rhinoncus pericarpius L...	1	—	—	—	—
» castor F.	1	—	—	1	—
Phytobius 4-tuberculatus F.	—	—	—	—	1
Scolytidae					
Blastophagus minor Hart.	—	—	1	—	1
Hylastes ater Payk.	4	2	1	—	
» opacus Er.	2	—	—	—	
Pityogenes bidentatus Hbst.	—	1	—	—	—
» quadridens Hart.	3	2	1	1	—

Arten	13.—17. Juni				30.–31. Aug.
	Brännskär	Skomakarskär	Långskär	Segelskär	Långskär (incl. Brännskär)
Ips acuminatus Gyll.	1	3	—	—	—
» typographus L.	2	—	2	—	—
Orthotomicus laricis F. ..	—	—	1	—	—
Hymenoptera (haupt. lebend)					
Lophyrus sertifer Geoffr. ..	—	—	—	—	5
Opheltes glaucopterus L. ..	—	—	—	—	1
Ophion luteus L.	—	—	—	—	1
» sp.	—	—	—	—	7
Hypomecus 4-annellatus F.	—	—	—	—	2
Cratichneumon spp.	—	—	—	—	21
Pimpla arctica Zett.	—	—	—	—	2
Hym. parasitica div.	4	—	4	—	> 50
Formica rufa L. ♀	3	3	—	—	—
» » ♂	3	—	—	—	—
Lasius niger L. ♀	1	—	2	—	5
» » ♂	—	—	—	—	5
» » Arbeiter..	> 50	ca 20	ca 20	> 30	—
Vespa norvegica saxonica F.	5	2	2	4	—
» vulgaris L.	ca 10	ca 3	ca 3	10	—
» rufa L.	> 10	> 10	> 10	> 20	—
Nomada flavoguttata Kirb.	1	—	—	—	—
Bombus pratorum L.	—	—	1	—	—
Neuroptera (tot)					
Micromus aphidivorus Schr.	—	—	—	—	2
Hemerobius sp.	1		1	1	1
Chrysopa 7-punctata Westw.	—	—	—	—	1
Trichoptera (tot)					
Limnophilus griseus L. ..	1	2	12	6	1
» vittatus F ..	—	1	—	—	..
Diptera (tot)					
Simuliidae	—	—	1	—	—
Mycetophilidae	—	—	1	—	—

Arten	13.—17. Juni.				30.—31. Aug.
	Bränn-skär	Skoma-karskär	Lång-skär	Segel-skär	Långskär (incl. Bränn-skär)
Dolichopus nubilus Meig.	1	—	—	—	—
» plumipes Scop.	1	—	—	—	—
» lepidus Staeg.	2	—	—	—	—
» picipes Meig.	1	—	—	—	—
Syrphus annulatus Zett.	1	—	—	—	—
» ribesii L.	1	—	—	—	—
» vitripennis Zett.	—	—	—	1	—
» arcuatus Zett.	—	—	—	—	1
» sp.	—	—	—	1	—
Didea intermedia Lw	2	—	—	—	—
Helophilus trivittatus Lw	—	—	—	—	1
» pendulus L.	—	—	—	—	1
Sepsis cynipsea L.	—	—	—	—	1
Enicita annulipes Hal.	—	—	—	—	1
Ensina sonchi L.	—	—	—	—	1
Trupanea cometa Lw	—	—	—	—	1
Scatella stagnalis Fall.	—	—	—	1	—
Borborus sp.	—	—	—	1	—
Limosina sp.	1	—	—	2	—
Tricimba cincta Meig.	—	—	—	—	1
Scatophaga scybalariaMeig.	1	—	—	—	—
» stercoraria L.	—	—	1	—	—
» lutaria F.	—	—	1	—	—
Acroptena ambigua Fall.	—	—	—	1	—
Helina annosa Zett.	—	—	—	—	1
Cynomyia mortuorum L.	—	—	—	1	—
Craspedothrix bohemica Kraus.	—	—	—	—	1
Campylochaeta praecox Mg.	—	—	1	—	—
Hebia flavipes R.-D.	—	—	1	1	—
Macquartia dispar Fall.	—	—	—	1	—
Thecostomata div.	—	—	12	—	—
Lepidoptera (tot)					
Hadena rurea F.	1	—	—	—	—

LITERATURVERZEICHNIS.

BASTMAN, H. 1912. Leppäterttujen joukkoesiintymisestä Tvärminnessä. Luon. Yst. 16. S. 179.

EHRMAN, E. 1912. Coccinellider och aphider i Korpo. Medd. S. F. Fl. Fenn. 3 S. 7.

FEDERLEY, H. 1908. Einige Libellulidenwanderungen über die Zoologische Station bei Tvärminne. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 31, 7.

—»— 1912. Massuppträdande av Coccinella-arter i Jena. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 6.

FORSIUS, R. 1912. Coccinella 7-punctata L. vid Lojo sjö. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 6.

FREY, RICHARD. 1912. Riklig förekomst av Coccinella-arter i Kangasala. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 6.

—»— 1918. Notiser om finländska Orthoptera. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 49, S. 10—13.

—»— 1932. Uppträdandet av den europäiska sträckgräshoppan (Pachytulus migratorius) i Finland sommaren 1930. Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 7, S. 172.

GÄTKE, 1900. Die Vogelwarte Helgoland. II Aufl.

GYLLENHAL, L., 1810. Insecta Suecica. T. I Pars II. S. 52.

HÄYRÉN, ERNST, 1912. Coccinellider i Helsinge och Helsingfors. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 7.

HELLÉN, W., 1933 a. Anmärkningsvärda fynd av Hemiptera från utöarna i Finska viken. Mem. F. Fl. Fenn. 9, 17—20.

—»— 1933 b. Fem för Finland nya skalbaggar från utöarna i Finska viken. Ibid. 127—133.

—»— 1933 c. Fjärilfynd på utöarna i Finska viken. Not. Ent. XIII, 55—56.

HOLDHAUS, K. 1929. Die geographische Verbreitung der Insekten in »Handb. der Entom. von Schröder, Bd. II».

HOLMGREN, E. 1852. Entomologiska excursioner vid en del av Vetterns östra strand. Övers. Kungl. Vet. Ak. F. 1852.

JANSSON, A, 1925. Die Insekten-, Myriopoden- und Isopodenfauna der Gotska Sandön. Örebro.

JÄRVI, T. H. 1911. Leppäterttujen joukkoesiintymisestä. Luon. Yst. 15. 5. 180.

—»— 1912. Meren rannalle Helsingissä syksyllä 1894 ajautunut eritäin laji- ja yksilörikas coccinellidi-parvi. Medd. 5. F. Fl. Fenn. 38. 7.—9.

JENSEN-HAARUP, 1912. Taeger. Danmarks Fauna.

Kivirikko, K. E. 1913. Oedipoda migratoria yksilö Helsingistä. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 39, 14.

Krogerus, R. 1925. Cassida murraea, en baltisk invandrare i vårt land. Mem. S. F. Fl. Fenn., 1, 61.

—»— 1926. [Anoncodes rufiventrus]. Not. Ent. VI, 124.

—» — 1932. Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 12.

Lindberg, Håkan, 1922. Anteckningar om finländska skalbaggar. Not. Ent. II, 117—118.

—»—. 1932. [Insektfaunan invid Täcktom by W om Hangö.] Not. Entom. XII, 106.

Lindroth, C. 1935. Die Coleopterenfauna am See Pjeskejaure im schwedischen Lappland. Arkiv f. Zool. 28.

Lundblad, O., 1921, Mezira tremulae (Germ.) och dess förekomst i Sverige. Fauna och flora 1921, 105—114.

Luther, A., 1912. Riklig förekomst af Coccinella-arter i förstäder invid Helsingfors. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 7.

Martens, Vera, 1912. Massuppträdande af Coccinella i Kristinestad. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 7.

Merikallio, E., 1911. Leppäterttujen joukkoesiintymisestä Haukiputaalla. Luon. Yst. 15. S. 219.

Mjöberg, E., 1905. Biologiska och morfologiska studier öfver Fåröns insektfauna. Arkiv f. zool. 2. N:o 17.

—»— 1912. Om en syd- och mellaneuropeisk relikt insektfauna på Gottland och Öland jämte en del allmännare insektgeografiska spörsmål. Entom. Tidskr. 1912, 177—207.

Nordman, A. 1935 a. Über Wanderungen der Libellula quadrimaculata L. bei der Zoologischen Station Tvärminne in S-Finnland im Juni 1932 und 1933. Not. Entom. XV. 1—7.

—»— 1935 b. [Lepidopterologiska meddelanden.] Not. Ent. XV. 115—116.

Nordqvist, O. 1886. [Massor av insekter på ytan av Ladoga.] Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 30, S. 231—232.

Nyström, J. 1935. [Massuppträdande av Atolmis rubricollis.] Not. Ent. XV, S. 121.

Palm, T. 1933. Några iakttagelser i samband med ett massuppträdande av insekter vid stranden av Vättern. Entom. Tidskr. 1933, S. 103—105.

Palmén, J. A. 1912. Massuppträdande af Coccinella vid Tvärminne. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 7.

Poppius, B. 1912. Coccinella 5-punctata och C. 7-punctata i Ånäs. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38. 6.

RÅSÄNEN, V. 1911. Leppäterttujen joukkoesiintymisestä Simossa. Luon. Yst. 15. S. 180.

—»— 1928. Runsaasti hyönteisiä kellumassa Laatokan pinnalla. Luon. Yst. 32. S. 28.

REUTER, O. M., 1894. Om massvis förekomst af Coccinella-arter. Medd. S. F. Fl. Fenn. 20, 5—7.

» 1912. Massuppträdande av Coccinella-arter. Medd. S. F. Fl. Fenn. 38, 5.

SAHLBERG, J. 1920. Enumeratio Hemipterorum Heteropterorum Faunae Fennicae. Bidr. känn. Finlands natur och folk. 79. N:o 2.

SHARP, 1909. A note on the dispersal of Coleoptera. Ent. Rec. London, XXI, S. 164—166.

STENIUS, G. 1936. Beiträge zur Kenntnis der Coleopterenfauna im Kilpisjärvi-Gebiet. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 58, n:o 6.

STICHEL, W. 1924. Insekten im Meeresanspülicht. Entom. Zeitschr. XXXVIII.

STORÅ, R. 1936. Zwei bemerkenswerte Coleopteren aus Meerestriftmaterial von Tvärminne. Not. Entom. 16, 129.

SUOMALAINEN, E. 1935. [Hyönteisvaellus Porvoon ulkosaaristossa.] Annal. Ent. Fenn. I, 150.

TOMLIN & SOPP, 1901. Ent. Rec. London, XIII, S. 12.

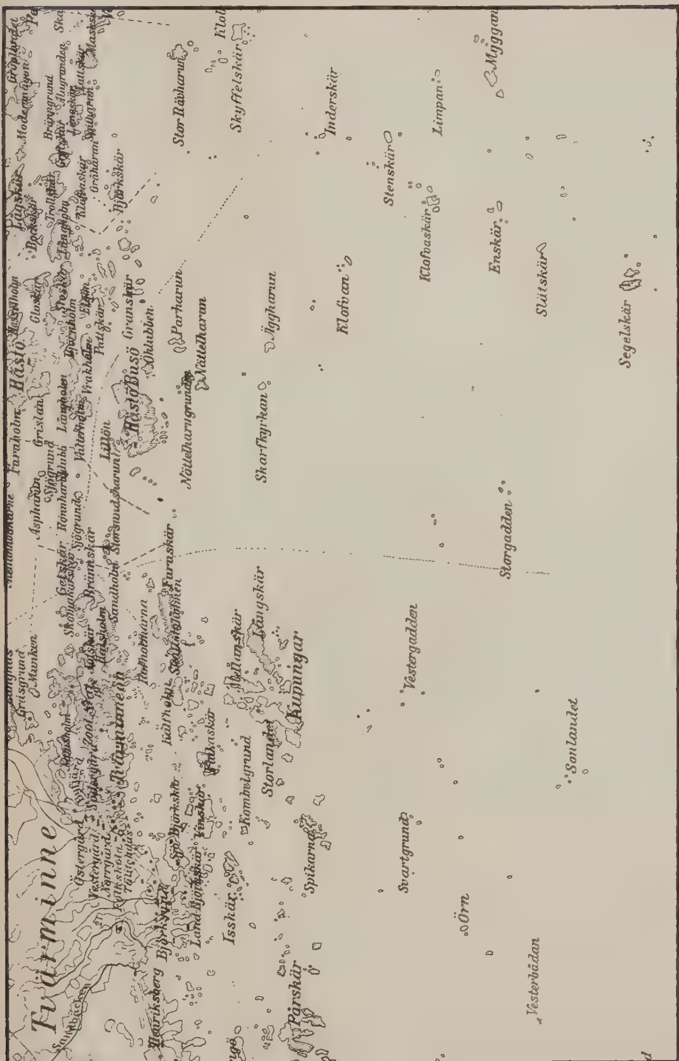
TULLGREN, A., 1913. Pachytulus migratorius L. Entom. tidskr. 34, S. 69.

VÄLIKANGAS, I. 1930. Leppäterttujen joukkoesiintymisestä. Luon. Yst. 34. S. 71.

VALLE, K. J. 1914. Sudenkorentojen vaellus. Luonnon Ystävä 18. S. 201.

VUORENTAUS, Y. 1910. Hyönteisten runsaslukuisesta esiintymisestä. Luon. Yst. 14. S. 182.

WAHLGREN, E. 1912. Flyktingar och immigranter bland våra dagfjärilar och svärmare. Fauna och Flora, 1912, S. 267—277.



Die äusseren Schären der Tvärminne-Gegend.

En undersökning av skärgårdsharren, Thymallus thymallus (L.), i Kvarken.

Av

Gunnar Ehnholm

Förekomst.

Harrens, *Thymallus thymallus* (L.), förekomst i det Baltiska havet inskränker sig till mycket små områden, inom de minst salthaltiga delarna av detsamma. Den förekommer vid stränderna av Bottniska vikens norra del, Bottenviken, går i Kvarken ända ut till Valsöarna och påträffas ställvis ännu så långt söderut som vid Kristinestad. Vidare förekommer den utanför Kumo älvs mynning och möjligen (enl. Mela) i Ålands skärgård. Vid svenska kusten påträffas den ännu vid mynningen av Dalälven. Likväl är och förblir harren inom dessa saltvattensområden blott en brakvattenfisk. På grund härav kan den fortfara att leva i vatten, som ej har en högre salthalt än 4 ‰. Salthaltens stigande utgör ett effektivt hinder för dess vidare utbredning inom Baltiska havet. Därav kan det bero, att harren är utpräglad ostskandinavisk, då den ej varit tillräckligt härdig gentemot havets salthalt för att kunna längs Västskandinaviens kust övergå från den ena flodmynningen till den andra och sålunda taga nya sötvattensområden i besittning.

Föda.

Angående harrens föda i Dalälven i Sverige nämner Trybom (1907): »De i magen av harren ofta talrikt förekommande delarna och resterna av insekter härstamma i de flesta fall från larver och puppor av vatteninsekter, trichopterer, ephemerider, chironomider o. s. v. De små 2—7 mm. långa snäckorna höra mest till släktet Limnaea.» Dessutom påpekar samma författare, att harren i Dalälven är myc-

ket glupsk romätare, särskilt förtär den lax- och sikrom. Fiskynglet som förtäres av densamma består huvudsakligen av Leuciscus rutilus, Alburnus alburnus, Coregonus lavaretus.

Jääskeläinen (1917) skriver om harrens föda i Ladoga: »Att döma av de undersökta exemplaren utgöres harrens föda dels av egentliga bottendjur, dels av insekter, vilka tillfälligtvis hamnat i vattnet eller flyga nära vattenytan. Den förra gruppen representeras av snäckor (Limnaea, Planorbis), crustaceer (Pallasea), vattensländor (Rhyacophila) och gröna Chironomus-larver. En viktig del av harrens föda är den s. k. luftfödan, vingade insekter, vilka man på Ladoga ofta ser driva omkring på vattenytan efter blåsigt väder.» Angående harrens föda i Kemi älv säger samma författare (1913): »I forsarna slukar den t. ex. Simulia- och Trichopterlarver i mängd. Annan botteninsektföda utgjordes av Chironomus- och Plecopterlarver. Hos ett exemplar funnos tio tagelmaskar (Gordius aquaticus), som antagligen blivit dess föda samtidigt med någon skalbagge, och hos en annan en Ancylussnäcka. Harrens rovfisknatur framgår av några i fiskens mage påträffade pamplöjor. Liksom annorstädes är harren snål på laxens och tajmens rom.»

Mitt harrmaterial från Kvarkens skärgård saknar de yngsta årsklasserna. De yngsta harrarna, som blivit undersökta med avseende å maginnehållet, äro i sin tredje sommar. De ha dels fiskats vid Hällgrund, som är en ensam, tämligen isolerad kobbe. Den ligger ungefär en kilometer rakt utåt från Öster- och Västerön i Maxmo skärgård. Vattendjupet invid stranden är 1—2 m., ett stycke längre ut 16—22 m. Materialet har också delvis infångats vid Michelsöarna, som utbreda sig väster om Hällgrund, samt vid Märaskär och Rödgrynnorna, vilka sträcka sig ännu längre västerut. Fångstplatserna äro utskärs och bilda ung. ett halvcirkelavsnitt med Kyro älvs mynning som medelpunkt. Fångstmaterialet härstammar från åren 1927—1928. Från våren 1927 finnas harrar fiskade med nät vid Rödgrynnorna. Sommarmaterialet under månaderna juni och juli från samma år är taget med harrbräde på olika platser inom Michelsöarna, dels från de yttersta kobbarna mot Bottenviken, såsom Rönnskär och Gnidingen, dels mera inomskärs från undervattensgrynnor runt Sönnerstskär. Vidare härstammar sommarmaterial även från

Rödgrynnorna. 1928-års vårmaterial är taget vid islossningstiden från Hällgrund och Märaskär. Sommarmaterialet är fiskat inom Michelsöarna och Rödgrunden.

Vid undersökning av tabellen över maginnehållet för de olika årsklasserna finner man, att födan hos de undersökta årsklasserna är tämligen enahanda. Hos de äldre harrarna blir dock en viss fiskdiet märkbar. Skärgårdsharren är en typisk arthropod- och molluskätare. I dess mage påträffar man i huvudsak delar och rester av crustaceer, mollusker och vatteninsekter. Bland crustaceer märkas främst Gammarus, Mesidothea entomon och Mysis relicta. Vidare iakttages bland vatteninsekter en riklig förekomst av trichopterlarver, dessutom rester av hymenopterer, coleopterer och chironomidpuppor, undantagsvis lämningar av arachnoider. Bland mollusker anträffas Limnaea ovata, vilken spelar en betydande roll i harrens näring. Dessutom anträffas fiskyngel och fiskar, såsom pamplöjan (Phoxinus) i dess mage. Några större fiskar ingå dock ej i födan, varför man ingalunda kan anse den såsom rovfisk.

Av de undersökta harrarnas maginnehåll får man det intrycket, att födan skiftar under olika årstider. Under slutet av maj och under juni består den huvudsakligen av trichopterlarver, Gammarus, Mesidothea och Limnaea. Harren livnär sig alltså till övervägande grad av bottenföda. Efter midsommaren blir fiskens föda annorlunda; visserligen förekommer alltjämt bottenföda, men luftfödan börjar intaga ett allt större utrymme i maganalyserna. Tidtals är magen fylld av bevingade svarta myror, vilka svärma högsommartid och då talrikt betäcka vattenytan. Under högsommaren lever harren således i hög grad av den föda, som driver på vattnet, eller av insekter som flyga nära vattenbrynet. Mot senhösten tvingas den naturligtvis att alltmer återgå till bottenföda, för att under vintern småningom upphöra med anskaffning av föda.

Harrfisket.

I Wasa skärgård fångar allmogen harren om våren med nät. Så snart islossningen skett utsättas näten om kvällarna runt grynnor och i grunda sund mellan kobbar och skär. Vädret bör vara vackert

och vindstilla råda. Näten vittjas under nattens lopp. Vid soluppgången upptagas de för att följande lämpliga natt åter utsättas. Det är sålunda under leken, som det egentliga harrfisket sker, vilket fiskesätt i oroväckande grad minskar harrstammen i skärgården. De fångade harrarna torgföras vanligen i Wasa stad. Allmogen använder den delvis själv som saltfisk, och rommen förtäres rå, lätt saltad. I juli månad börjar fångsten med s. k. harrbräde och fortsätter till långt in på hösten. Harrfiske med bräde bedrives till största delen av sportfiskare, medan detta sätt av de egentliga fiskarna är mindre använt.

Harrens förekomst och strövtåg.

Den föda, på vilken harren lever, tyder på att den ej behöver företaga längre vandringar. Födan befinner sig på bestämda ställen, och kan av harren hopsamlas utan längre strövtåg. Detsamma är förhållandet med lekplatserna, också de befinna sig i närheten av matställena. Vanligen uppehålla sig harrstimmen på de grynnor, där bottenföda står till buds, för att småningom flytta sig från ett ställe till ett annat, allt efter som födan börjar avtaga. Vid lugnt väder, särskilt på kvällssidan, ser man ofta hur harren stiger till vattenytan och företager hopp efter luftföda. Största delen av dagen är den sysselsatt med att fånga sin föda.

Leken.

Liksom på flere andra ställen leker harren i Wasa skärgård strax efter islossningen. Leken är iakttagen vid Hällgrund, Märaskär och Rödgrynnorna. Den försiggår på ett djup av högst 1 m., vanligen äro lekplatserna grundare. Förhållandet mellan yt- och bottentemperaturen är sålunda ej nämnvärt skiftande. Av följande tabell kan man avläsa temperaturens och lekens förhållande till varandra. Av tabellen framgår, att det främst är vattnets temperaturförhållanden, som stadga lekens förlopp, början, långvarighet och slut. Av nämnda fakta framgår, att harrens lek inträffar, då vattnets uppvärmning passerar värdet 5° C. Detta är fallet i Wasa skärgård och enligt JÄÄSKELÄINEN (1916) i Ladoga och otvivelaktigt även annorstädes.

Tabell över temperaturiakttagelser vid harrens lek.

Tidpunkt	Ort	Lekens fortgång	temp.
1927 22 maj	Rödgrynnorna	Leken i sin början	4.5 lugnt
» 24 »	»	Leken i full gång	5 »
» 26 »	»	» » » »	5—6 »
1928 23 »	Hällgrund	» ej börjad	4 »
» 24 »	»	några % harrar leka	4.5 »
» 25 »	Märaskär	Leken i full gång	5 »
» 26 »	»	» avbruten	5 blåst
» 27 »	»	» i full gång	5 lugnt

Vilka kalenderdagar leken börjar och omfattar på olika orter beror i främsta rummet på vattnets geografiska läge, på hur hastigt vattnet uppvärmes, något som åter nära sammanhänger med djupet eller med salthalten, på luftens avkylning och på blåsten. I Kvarken är lektiden dessutom beroende av havsströmmarna och drivisens läge. I Ladoga leker harren den 12 maj, något tidigare än i Kvarken, vilket beror på dess sydligare läge. I Göta älv, som befinner sig ännu sydligare, försiggår leken i slutet av april och i början av maj. I Kuusamo börjar den redan den 10 maj, vilket antagligen beror på, att sjöarnas vattenmassa, som här är mindre, snabbare uppnår 5°. Norrbottensharren leker ungefär samtidigt som harren i Kvarken.

Även lektidens längd sammanhänger mer eller mindre direkt med hur hastigt vattnets temperatur förändras. Då väderleken är något så när jämn, vilket ofta regleras av den ismassa, som driver in i Kvarken, utdrages lektiden. Då vattentemperaturen hastigt stiger forceras leken. Vid blåsig väderlek inställes den mer eller mindre.

Harren leker inom sötvattensområden på grunt vatten, på stenbotten eller på sandbotten i strömdrag, vanligen under vattenfall. I sjöar uppsöker den rena steniga grund på relativt grunt vatten. I Ladoga sker leken sällan på större djup än 4 m. I Wasa skärgård leker den inom själva skärgården. Platsen utgöres av undervattensgrynnor och steniga stränder. Särskilt omtyckta såsom lekplatser äro grunda sund mellan holmar och grynnor, där stark ström är rådande. Så är fallet i den trånga Kvarken på grund av det ständigt

tallande och stigande havsvattnet. Djupet är vanligen icke större än 1 m. Bottnen utgöres av stenar och grus. Vid Hällgrund befinna sig lekplatserna i ett trångt, grunt sund mellan tvenne kobbar. Bottnen är stenig och fri från växtlighet. Lekplatserna vid Märaskär bestå av undervattensgrynnor utanför skäret. Bottnen består av grova stenar och grus. Djupet är här högst 1 m. Lekplatserna vid Rödgrynnorna äro smala, långsträckta sund, tätt besatta med undervattensgrynnor. Djupet är ung. 0,5—1 m. Bottnen är grovgrusig och fri från växtlighet.

Den svenska forskaren Rosén (1919) omnämner, att ej all harr i Norrbotten leker i skärgården, utan att en del vandrar upp i älvarna för lek. Enligt iakttagelser rörande utskärsharren på finländska sidan är dess lek fullständigt stationär. Inga exemplar bege sig uppför älvarna i och för lek. De älvar, som utmynna i denna trakt äro föga lämpade till lekplatser, emedan de äro uppfyllda av slam och gyttja och dessutom långsamt rinnande.

Utanför Märaskär försiggick leken den 27 maj 1928 på en undervattensgrynna à 20 m. längd och 10 m. bredd. Högsta djupet var ½ m. Lugnt väder var rådande. Temperaturen i vattnet var mellan 5 och 6 grader. Kl. 22 befann sig leken i full gång. Vattnet över grynnan var i kokande rörelse och de lekande harrarnas antal var betydande. Emedan harrarna gingo på mycket grunt vatten voro ryggfenorna ibland synliga. Leken fortsatte under livligt plaskande till kl. 3, då den mattades av. Samtidigt blåste en morgonbris upp.

Angående åldern för lekmogenheten hos norrbottensharren uttalar sig Rosén (1919) på följande sätt: »Så mycket har framgått, att den leker åtminstone vid en längd av 36 cm., men troligen innan. En harr, som vid fångandet 9/8 var 31 cm., skulle uppenbart leka följande år och då varit 5 år.» I Mjösen i Norge börjar leken vid 4-års åldern (Huitfeldt Kaas). Enär en väsentlig del av fiskmaterialet i Wasa skärgård är fångat under lektiden, borde man av det stora antalet lekfisk med rätta kunna draga den slutsatsen, att de i materialet förekommande lekmogna yngsta årsklasserna som regel representera den ålder, när leken tar sin början. Betraktar man tabellen över de under våren fångade fiskarna, visar det sig, att den yngsta årsklass, som deltagit i leken, varit 4-åringar; dessa 4-åringar ha dock

alla varit hannar. Endast honor i sin 5-te tillväxtperiod ha deltagit i leken. Den minsta lekmogna honan bland det bearbetade materialet har varit 33 cm. lång. Den minsta lekmogna hannen åter har varit 29 cm. lång. De befunno sig i sin 5-te och 4-de tillväxtperiod. Härav kan man draga den slutsatsen, att hanfiskarna börja mogna för lek tidigare än honorna, ett faktum, som väl överensstämmer med förhållandet hos övriga laxfiskar, och vidare att detta sker under det fjärde levnadsåret. Honorna däremot skulle bliva fortplantningsdugliga först i sitt 5-te år. De flesta lekmogna harrar ha varit i sitt femte och sjätte levnadsår. Den äldsta harren, som deltagit i leken, har varit tio år gammal.

Bestämning av harrens ålder.

En förutsättning för att kunna analysera en fiskstams sammansättning av åldersklasser är att kunna bestämma exemplarens ålder. Noggranna gränser mellan de olika åldersklasserna kunna erhållas blott på så sätt, att varje individs ålder bestämmes skilt för sig. De åldersundersökningar av harren, som här framläggas, äro byggda på den av HOFFBAUER först använda metoden för bestämmande av fiskens ålder av årsringarna i deras fjäll.

De fjäll, som undersökts, härstamma från harrens sida, tätt under sidolinjen. Fjällen hos harren bilda i stort sett en cirkelformig yta med buktningar i den aborala delen. Den i fjällfickan insänkta delen, fjällets orala del, har en jämn, i förhållande till fjällcentrum tämligen halvcirkelformig randsträckning. Den ytligt liggande, huvudsakligen av epidermis direkt täckta delen av fjället, den caudala delen har tre mindre utskjutande horn i mitten av den caudala axeln, medan i kanten av de posterolaterala axlarna bildas tvenne utskott, vilka höja sig över det annars platta fjället, bildande vågor med hornen som vågkammar och mellanliggande partier som vågdalar. Denna vågighet sträcker sig ända till fjällcentrum.

Fjällets centrum bildas av ett litet, något varierande fält av rundad, avlång eller snett rundad form med slät yta. Centrum begränsas av en skleritring, den innersta av dessa. Runtomkring centrum fin-

nas flera koncentriska skleritringar, den ena utanför den andra. På senhösten avstannar småningom harrens tillväxt. I samband härmed upphör fjällets växt och striorna bliva på grund härav tätare. Då fjället följande vår samtidigt med fisken börjar sin tillväxt, avsättes ett spår i fjället. På gränszonen synas striorna flerstädes avbrutna, vilken upplösning av fjällets kanter antagligen skett under vinterns svältperiod. Genast på våren bliva striorna åter oavbrutna och glesare, tack vare den rikligare näringstillgången och den tyåtföljande tillväxten. Av gränszonens utseende bör man även kunna utläsa vinterns beskaffenhet. Under andra tillväxtperiodens andra hälft bliva striorna tätare, och en ny tillväxtzon följer.

Då årsringarna äro relativt långt avlägsna från varandra hos den normalt växande skärgårdsharren från österbottniska vatten, vållar i allmänhet åldersbestämningen av exemplar under nio år ej någon större svårighet, om man en gång gjort bekantskap med de första årsringarnas normala sträckning.

Ju äldre harrarna bliva, desto tätare ligga fjällens årsringar. En följd härav är, att av de tätt belägna striorna blott en och annan eller ett par utvecklas. Även hos fjällen av yngre exemplar kan en sådan otydlighet stundom iakttagas, vilket kan anses bero på en tillfällig näringsbrist eller sjukdom under tillväxtperioden. Hos äldre exemplar är det däremot svårt att avgöra, huruvida en smal zon i fjällen skall betraktas som utvecklad under en hel tillväxtperiod eller blott en del av denna, d. v. s. om den är en s. k. falsk årsring. Man kan sålunda antaga, att harrar av äldre årgångar upphört med sin växt, och sålunda i själva verket ofta äro äldre än årsringarna utvisa.

Längdmått.

Harrens längd har mätts medels metermått. Vid mätningen hava exemplaren placerats rakt utsträckta på ett graderat underlag. Längden har mätts från nosen. Vid den andra ändpunkten, stjärten, har tagits tvänne mått. Som det ena måttet har tagits längden från nosen till den punkt där fjällen upphöra vid stjärten, I.a måttet. Som andra mått har uppmätts längden från nosens spets till stjärtens in-

skärning, d. v. s. till spetsarna av stjärtfenans kortaste strålar, Lb måttet.

Vid vägningen har materialet varit färskt, och som våg har använts fjädervåg och betsman.

Storlek, längd och vikt.

Harrens storleksförhållanden framgå bäst av tabellen. Här redogöres blott för mätningar i huvuddrag.

Extrema individer.

Den minsta i sin tredje tillväxtperiod varande hannen hade La = 22 cm. Den minsta i sin tredje tillväxtperiod varande honan hade La = 26 cm. Dessa två voro samtidigt de lättaste, hannen vägde 125 gr., honan 250 gr.

Den minsta lekmogna hannen var 29 cm. lång, den minsta lekmogna honan 33 cm. Den lättaste lekmogna hannen vägde 350 gr., den lättaste lekmogna honan däremot 420 gr. Den äldsta harren var tio år gammal, med en vikt av 1625 gr., en längd av 52 cm. och var till könet hanne.

Medelstorleken, såväl medellängden som medelvikten, finnes angiven på tabellerna. För att få insikt om harrens ungefärliga årliga tillväxt och längd i de olika årsklasserna har medellängden för de olika levnadsåren beräknats. Är fjällmaterialet stort blir resultatet oklanderligt. För de yngre årsklasserna har detta varit ogörligt. Likaså har materialet för de äldre årsklasserna varit svagt representerat. Däremot har antalet individer från 4—7 års perioden varit talrikt och dessutom fiskats direkt efter islossningen, så man kan antaga, att fisken ännu ej börjat sin tillväxt. För att få tillväxtuppgifter för de yngre årsklasserna har använts den s. k. Lea-Dahlska metoden, och genom att kombinera resultatet av de olika årsklasserna med denna metod har jag försökt få en så klar bild som möjligt av skärgårdsharrens tillväxt i österbottniska vatten.

Harrens tillväxt har tidigare undersökts av några forskare. Norrmannen HUITFELDT-KAAS har undersökt några harrstammar från

Mjösen, Lilla Karssjö, Faemundssjöen, Naesjöen, Otta elv och Maalelven.

Dessa insjöharrars växt är utpräglat långsam under det första året. Tillväxten varierar mellan 3—6 cm. och är mest c. 4 cm. I de närmast påföljande årgångarna utgör tillväxten det dubbla.

En liknande långsam växt visar harrstammen vid Norrbottens östersjökust, enligt svensken Roséns tillväxttabeller.

År 1	År 2	År 3	År 4	År 5	År 6	År 7	År 8
5,6	13,1	21,9	29,5	35,7	42,1	47,8	(54)

Att insjöharrarna inte alltid växa efter denna norm visa Jääskeläinens harrundersökningar i Ladoga (1917). Han beräknar nämligen tillväxten för första tillväxtperioden till 9,2 cm. Vidare har Hutton (1923) i engelska älvar påträffat sommargamla harrar på nära 16 cm:s längd.

Hos harrstammen i älvarna synes tillväxten vara tämligen jämn, med lika långsam växt en längre räcka av år som det första året, varefter den sedvanliga tillbakagången inträffar (Huitfeldt-Kaas). Dahl (1913) har även iakttagit en sådan jämn, långsam växt hos harren i Finmarken.

Harren i de norska sjöarna synes normalt fortsätta med sin från det andra året ökade växt till 5 -6 års åldern, från vilken ålder växten går tillbaka successivt. Insjöharren synes ha en mycket stark tillväxt med en i genomsnitt årlig tillväxt av 6 8 cm., för de första 6—7 åren. Älvstammarna synes däremot i de norska älvarna växa mycket långsammare än stammarna i sjöarna.

Hos harrstammen i den österbottniska skärgården äro måtten som nämnts tagna till det ställe på stjärten, där fjällen upphöra. Sålunda stämma måtten ej precis med måtten för den norska harren, som är uppmätt till stjärtfenans spets.

Den österbottniska skärgårdsharren synes ej ha någon utpräglat långsam växt under första ungdomsåret. Visserligen når fisken ej sitt tillväxtmaximum, men tillväxten är dock relativt stor, 7 cm., medan den under maximumtillväxten, nämligen mellan 2:dra och

3:dje året, uppgår till cirka 8 cm. Harrstammen synes sålunda under de tre första ungdomsåren ha sin stora tillväxtperiod, för att vid könsmognaden alltmera avtaga i tillväxt. Denna tillväxtminskning synes därefter successivt avtaga med fiskens tilltagande ålder.

Genomsnittsväxten uttryckt i vikt.

Undersökningsmaterialet är som nämnt även uppvägt, varigenom man kunnat skapa sig en bild av skärgårdsharrens relativa vikt under olika längdstadier.

För att underlätta översikten av stammens relativa vikt i förhållande till längden har använts en metod enligt Huitfeldt Kaas, en grafisk framställning med märkning av varje fisks vikt som en punkt med bifogad svans. Där flere lika långa fiskar ha samma vikt, är detta betecknat medels lika många svansar på samma punkt.

På ordinatan har avsatts längden och på abskissan vikten.

Teoretiskt taget kan man förutsätta, att harrens längd, bredd och höjd tilltager i motsvarande proportion. På grund av detta antagande kan massan (vikten) betecknas med längdmåttet upphöjt i kub. Resultatet bör därefter korrigeras med en koefficient, som uttrycker förhållandet mellan längd, bredd och höjd. Sålunda fås den allmänt nyttjade Fultonska formeln $v = kL3/100$. V = fiskens vikt uttryckt i gram, L = dess längd i cm. och k = en koefficient som varierar efter den mer eller mindre goda kondition fisken befinner sig i. Den brukar kallas konditionskoefficient, genom att detta tal kan uttrycka fiskens viktkondition med blott ett enkelt tal, vilket i många avseenden är fördelaktigt. För skärgårdsharren i Wasa skärgård har formelns koefficient enligt Fulton beräknats till 1,24.

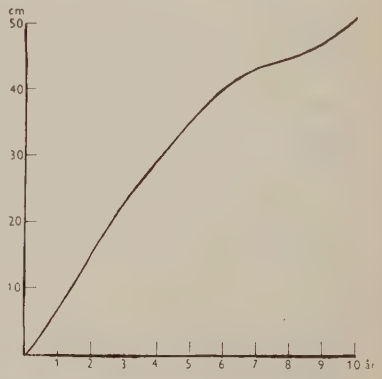


Fig. 1. Längdtillväxten hos skärgårdsharren.

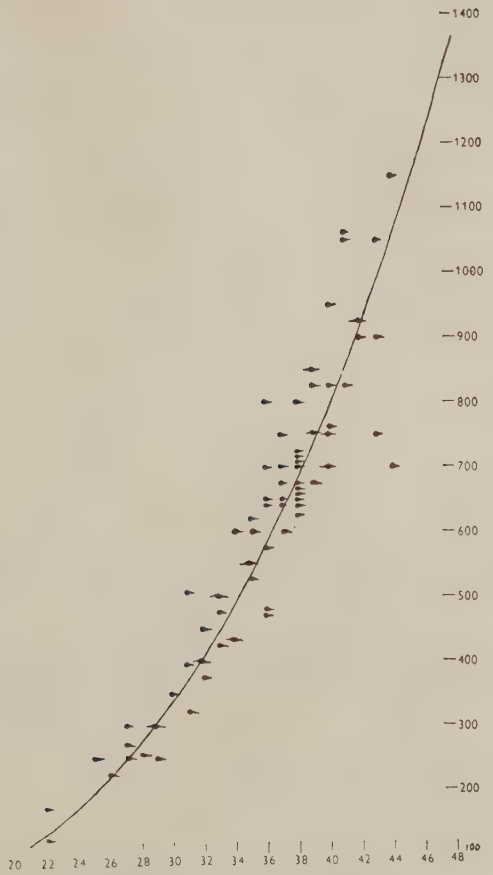


Fig. 2. Vikt- och längdmärkning jämte viktlängdkurva, beräknad ur det uppvägda materialet och enligt Fulltons viktformel med konditionskoefficienten = 1,24. Abskissan betecknar längd i cm., ordinatan vikt i gr.

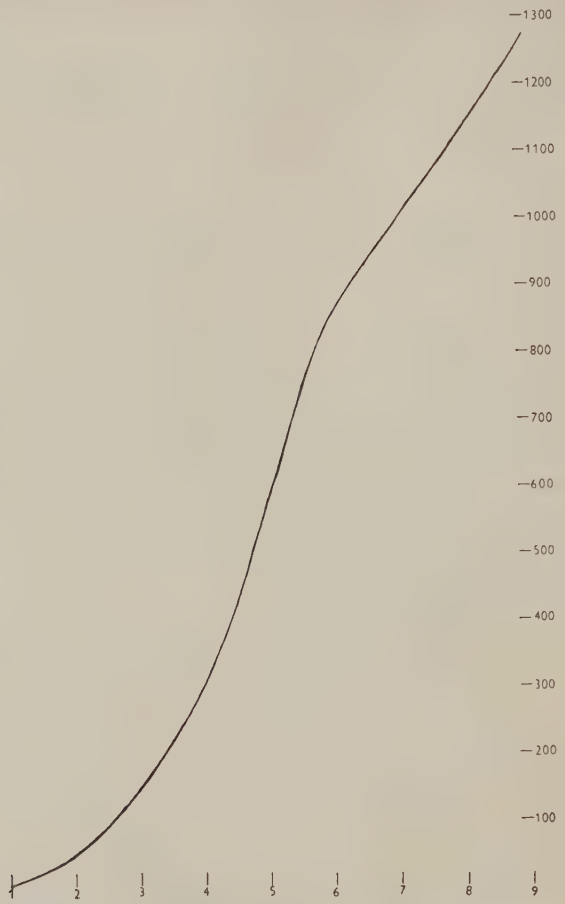


Fig. 3. Viktökningen hos skärgårdsharren. Abskissan betecknar åldern, ordinatan vikten i gr.

Denna koefficient är hög jämförd med den hos norska insjöharren, vilken enligt HUITFELDT-KAAS ej är högre än 0,85.

Mindre oregelbundenheter synas hos viktmärkningarnas gruppering kring kurvan. Denna oregelbundenhet beror delvis på, att även

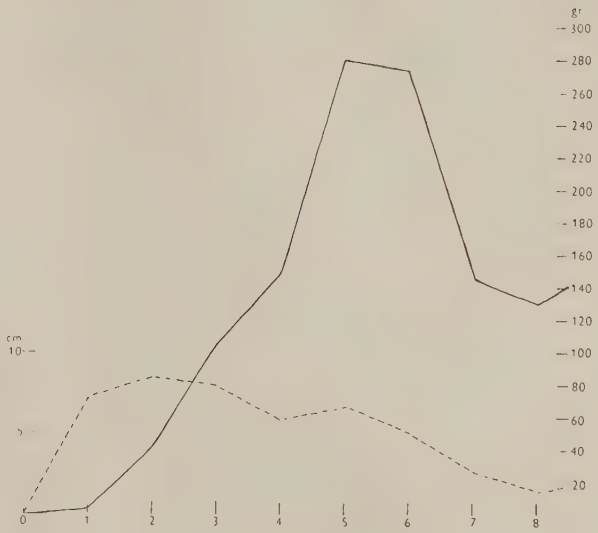


Fig. 4. Tillväxten per år ..., viktökningen per år ____. Abskissan betecknar åldern, ordinatan längd i cm. och vikt i gr.

romstinna honor tagits med i beräkningen. Härigenom stiger konditionskoefficienten dessutom något. Största orsaken till den höga konditionskoefficienten står väl dock att söka i den omständigheten, att näringstillgången är riklig.

Årstillväxten uttryckt i vikt. Fiskens årliga viktökning har framställts i relation till åldern. Detta är särskilt nyttigt för det dagliga livet, där man som bekant sällan intresserar sig för längden utan vanligen för vikten. Kurvan för skärgårdsharrens årliga viktökning är utarbetad på grund av den årligen beräknade genomsnittsväxten, genom att i denna har insatts viktvärden från längdviktkurvan, byggd på Fultonformeln.

Denna årsviktökningskurva visar en snabb ökning av fiskens vikt intill dess femte år, under vilket viktökningen når sitt maximum, för att sedan sjunka tämligen snabbt till dess sjunde år; därefter är viktökningen tämligen jämn.

Tabell 1. Harrens föda under våren 1927 vid Rödgrunden utanför Köklot.

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
20/5	♂	41,5	48,5	900	10 gammarider, 2 trichopterlarver, lämningar av Limnaea
21/5	♂	29,5	34,5	350	I Mysis relicta, II gammarider, lämningar av Limnaea och trichopterlarver
»	♂	36,7	40	650	20 pamplöjor, 7 Gammarus, 7 Limnaea
»	♂	34,9	39	550	8 » simpyngel 15 Gammarus
22/5	♀	41	47	1050	5 » 2 Gammarus, 13 Limn.
8/6	♂	36,8	38,9	700	3 Gammarus, trichopterlarver
»	♀	39,5	42,5	950	1 Mesidothea entomon, trichopterlarver
»	♂	40	42	700	12 trichopterl., 3 fiskyngel, Gammarus,
»	♂	43,3	45,8	900	trichopterlarver
»	♀	32,3	33,3	400	lämningar av 1 spindel, trichopterl.

Tabell 2. Harrens föda under sommaren 1927 i Michelsöarna.

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
3/7	♂	26,6	28	270	Magen fylld av bevingade svarta myror
»	♂	26,9	27,8	300	» » » » » »
»	♀	24,5	25,5	250	» » » » » »
»	♂	26,6	27,8	250	» » » » » »
»	♂	28,5	29,5	300	6 svarta myror
»	♀	28,5	30,1	250	7 Limnaea, 5 gammarider
»	♀	29	31	300	10 svarta myror
»	♂	32	33,5	400	Magen fylld med svarta myror
»	♀	35	37	600	Fylld av bevingade svarta myror, 1 geting, coleopt.
»	♀	36	38,5	700	» » » 3 Mesidothea, Coleopt.

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
4/7	♀	36,7	38,5	750	Fylld av bevingade
»	♂	37,5	39,5	650	» » » 20 Limnaea, 6 Gammarus, 5 Mesidothea
5/7	♂	32,4	34,5	450	» » » » »
»	♂	33,4	35,3	500	» » » » »
»	♂	36,5	38,3	600	» » » » »
»	♀	37,9	39,7	700	» » » » »
»	♀	38,5	40,5	750	» » » » »

Tabell 3. Harrens föda under våren 1928 vid Hällgrund.

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
23/5	♀	33,9	35,3	430	Tom
»	♀	43	45	1050	Rester av trichopterlarver
24/5	♂	31,4	33,5	510	20 Gammarus
»	♂	34,5	36,4	550	Halvsmält Gammarus
»	♀	36,1	38	575	3 trichopterlarver
»	♂	37,5	40	625	29 Gammarus
»	♀	36,3	37,6	640	Tom
»	♀	36,4	37,5	478	Halvsmält Gammarus
»	♀	38	40	800	10 Gammarus
»	♂	38,1	40,6	660	49 Gammarus, trichopterlarver
»	♂	38,6	40,5	675	30 Gammarus, 3 trichopterlarver
»	♂	52	54,6	1625	Halvsmält Gammarus, trichopterlarver
25/5	♂	37,4	39,4	640	4 Gammarus, 5 trichopterlarver
»	♀	33,9	35,3	430	Tom
»	♀	37,8	39,9	720	Halvsmält Gammarus
»	♂	35,5	37,5	480	Halvsmält Gammarus
»	♂	38,1	40	660	Halvsmält Gammarus
»	♂	38	40	675	30 Gammarus, fiskyngel (simpor), trichopterlarver

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
25/5	♀	39,3	41,4	750	13 Gammarus, fiskyngel
»	♀	39,6	41,8	825	40 Gammarus, 4 trichopterlarver
»	♀	39	41	850	Halvsmält Gammarus
»	♂	40	42	760	40 Gammarus
»	♂	41,5	43,6	930	Rester av Gammarus

Tabell 4. Harrens föda under våren 1928 vid Märaskär.

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
26/5	♀	33,1	35,5	475	Halvsmält Gammarus, trichopterlarver
»	♀	36,4	38,2	650	Halvsmält Gammarus, trichopterlarver
»	♀	37,2	39,1	675	Tom
»	♀	38	40	640	Tom
»	♂	39,6	41,5	700	Tom
»	♂	41	43	1065	Rester av Gammarus, trichopterlarver
»	♂	43,2	45,1	750	Tom
»	♂	43,6	45,4	700	Tom
»	♀	44	46,5	1150	Rester av fiskyngel

Tabell 5. Harrens föda under försommaren 1928 vid Rödgrunden.

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
16/6	♂	37,5	39,5	725	27 Gammarus, fiskyngel
17/6	♂	33,8	35,2	600	Rester av Limnaea
»	♂	34,6	36,4	620	» » »
»	♀	32,5	33,8	500	30 Limnaea, trichopterlarver
17/6	♂	38	40,2	670	28 Gammarus, trichopterlarver
»	♂	38,9	40,8	850	trichopterlarver
»	♀	39	41	825	4 trichopterl.,12Gammarus,2 Limnaea
»	♂	39,5	41,6	750	2 Mesidothea, trichopterl., 4 Limnaea
»	♂	40,5	42,4	740	Coleopterer, Gammarus, trichopterl.

Tabell 6. Harrens föda under sommaren 1928 vid Michelsöarna.

Tid	Kön	Längd i cm		Vikt i gr	Maginnehåll
		La	Lb		
31/7	♂	27,8	28,6	260	Insektrester, 5 Gammarus
»	♂	21,8	22,9	125	Trichopterrester
»	♀	26,4	27,9	225	Mygglarver, Gammarus
»	♀	32,1	33,6	375	22 Limnaea, 13 Gammarus
»	♀	32,6	34,5	425	16 Gammarus, 8 Limnaea ovata
»	♀	35,1	36,4	525	18 mygglarver
»	♂	38,1	40,5	710	Limnaea, fiskyngel
»	♂	42,1	44,5	925	Fiskyngel, 19 Gammarus
1/8	♂	31	33	395	45 mygglarver
»	♀	31	32,9	325	Trichopterrester
»	♂	39,6	41,6	750	5 Mesidothea, 3 Gammarus

Tabell 7. Förhållandet mellan harrens längd (cm) och vikt (gr). Vikten beräknad ur det uppvägda materialet och enligt Fultons viktformel med konditionskoefficienten = 1,24.

Längd i cm	Vikt i gr	Vikt i gr	Längd i cm	Vikt i gr	Vikt i gr	Längd i cm	Vikt i gr	Vikt i gr
22	125	130	32	406	400	42	916	915
23	-	150	33	475	445	43	900	985
24	—	170	34	553	485	44	925	1055
25	250	190	35	569	530	45	—	1129
26	225	215	36	609	580	46	—	1205
27	275	245	37	667	625	47	—	1285
28	270	260	38	685	680	48	—	1370
29	283	300	39	783	735	49	—	1460
30	350	335	40	776	795	50	—	1550
31	410	370	41	978	855	51	—	1645
						52	1625	1745

Tabell 8. Förhållandet mellan den årliga tillväxten och vikten.

Längd i cm	Vikt i gr	Ålder
7,2	4	1 sommar
15,6	45	2 tillväxtperioder
23,5	150	3 »
29,3	300	4 »
36	580	5 »
41	855	6 »
43,5	1000	7 »
45	1130	8 »
47	1285	9 »
51	1645	10 »

Tabell 9. Längdtillväxten enligt mätning av fjällens tillväxtzoner.

Fiskens längd i cm under olika åldersår							Kön	Fångad
1	2	3	4	5	6	7		
7,7	16,6	21					♂	juli
7,8	16,4	23,3	26,6				♂	»
7,5	19,2	24,8	28,5				♂	»
6,1	13,8	22,8	29,5				♂	maj
6,3	17,7	28,6	35,5				♂	»
6,7	17,6	25,1	28,5				♀	juli
8,8	15,3	22	26,6				♂	»
5,4	11,9	22,7	26,9				♂	»
6,4	13,2	21,9	24,5				♀	»
6,9	16	24	30	32,6			♀	maj
7,9	14	19,5	23	32,9			♀	»
5,1	11,8	20,5	25,1	32,8			♂	»
6	14	23,3	30	33,6			♀	»
6,1	14	22,3	28	33,8			♀	»
9	18	22,5	27,9	33,8			♀	»
7	12,3	20,2	27,8	33,9			♀	»
6,4	14	21,6	27,4	33,8			♂	»
9,3	18,3	24,5	28,3	34,2			♀	»
7,2	13,4	20,2	27,9	34,5			♀	»
7	15,9	25,2	30,7	34,9			♂	»
6,2	15,6	21,8	29,3	35,2			♀	»
8,5	19,6	25,6	29,9	35,7			♀	»
7	13,4	20,5	26,9	35,9			♂	»

Fiskens längd i cm under olika åldersår							Kön	Fångad
1	2	3	4	5	6	7		
8,7	15,5	22	26,7	36,1			♂	maj
5,5	11	16	22,1	36,2			♂	»
7	16,9	25,7	32,2	37,3			♂	»
6,7	13,4	20,8	28,3	37			♀	»
8,4	17,1	24,9	30,8	37,1			♀	»
9,8	18	24,1	29,2	36,6			♂	»
6,5	16,2	22,7	28,6	37,4			♀	»
9,3	18	24,5	28,3	36,9			♀	»
7,2	11,2	20,8	28	36,8			♀	»
6,1	13,3	21,1	28,8	37,4			♀	»
6,4	15,3	21,7	25,7	37,2			♂	»
8,1	18,4	26,4	30,4	37,5			♂	»
6,5	12,6	21,3	29,5	37,6			♀	»
7,2	15,1	23,5	31,5	37,6			♂	»
6,1	14,6	22,4	30,5	37,9			♂	»
10,2	19,6	27	30,4	37,8			♂	»
6,8	16,8	24,9	32,2	38,1			♂	»
8,4	18,4	26,8	30,4	38,4			♂	»
6,1	13,5	20,8	31	38,5			♂	»
7,9	17,9	22,9	31,1	38,1			♂	»
6,3	13,6	28,1	31,4	37,9			♂	»
6,4	14,8	24,6	32	38,9			♂	»
9,6	18,5	26,6	33,3	39,1			♂	»
5,4	14,4	24,4	32	39,5			♂	»
7,5	15	21,3	29,3	40,2			♀	»
7,9	17,9	28,1	33,4	40,1			♂	»
8,6	17,3	25,7	32	41,1			♂	»
9,2	17,7	24,6	32	41,9			♂	»
7,4	16,8	29,5	36	43			♂	»
6,5	14,1	24,6	28,7	35,9	40,2		♀	»
7,6	13,6	20,9	28,8	36,5	41		♂	»
5,6	15,3	21,5	28,1	36	41,3		♂	»
9	19,3	27,1	32,3	37,8	42,5		♀	»

ZUSAMMENFASSUNG.

Der Asch im Bottnischen Meerbusen ist ein typischer Arthropoden- und Molluskenfresser, der im Frühling und Herbst sein Futter am Boden sucht. So lange das Wasser offen ist, ist der Asch mit Anschaffung der Nahrung sehr beschäftigt. Der Magen ist mit Ausnahme der eigentlichen Laichzeit selten leer. Der Asch ist im Sommer in hohem Grade an unterseeische Gründe gebunden. Im Frühling erscheint er an unterseeischen und steinigen Ufern um hier zu laichen. Zum Laichplatz wählt er seichtes Wasser mit Kies- oder Steinboden. Der Laich fängt bei einer Temperatur von $> 4°$ C an; am lebhaftesten ist er bei einer Temperatur von ungefähr 5° C. Die Dauer des Laiches hängt davon ab, wie lange das Wasser eine für denselben geeignete Temperatur behält, was mit der Wärme der Luft zusammenhängt. Die obenerwähnten Voraussetzungen für den Laich sind in den Schären von Wasa am Ende Mai vorhanden. Bei stärkerem Winde wird der Laich unterbrochen. Die Äsche männlichen Geschlechtes werden im Alter von vier Jahren geschlechtsreif, die weiblichen dagegen ein Jahr später, also in ihrem fünften Lebensjahr. Längere Wanderungen gehören nicht zu den Gewohnheiten der Schärenäsche. Der Asch in den Schären von Wasa ist im Vergleich zu demjenigen der norwegischen Wässer mittelgross oder etwas grösser. Der jährliche Zuwachs geschiet verhältnissmässig gleichmässig ohne plötzliche Veränderungen. Der kleinste von mir beobachtete Asch ist ein Exemplar männlichen Geschlechtes in seiner dritten Zuwachsperiode mit einer Länge von 22 cm. und einem Gewicht von 125 gr. Der älteste Fisch hat ein Gewicht von 1625 gr, hat 10 ausgebildete Jahresringe und ist 52 cm. lang nach dem Masse vom Maul bis zu den letzten Schuppen des Schwanzes. Er ist auch der längste und schwerste Fisch des eingesammelten Materials. Der jährliche Zuwachs scheint während der drei ersten Jahre am grössten zu sein; nachher nimmt er allmählich ab. Die Gewichtzunahme ist im Alter von fünf Jahren am grössten und nimmt dann ab. Der Konditionskoeffizient in Fultons Formel $V = kL^3/100$ ist beinahe 1,24, ein hoher Koeffizient, wenn man ihn mit dem der nor-

wegischen Äschenstämme vergleicht. Aus den Schuppen kann man den Zuwachs während der verschiedenen Alterstadien deutlich auslesen; die Jahresringe der Schuppen sind gut ausgebildet. Das Alter des Asches ist jedoch nach dem zehnten Jahre schwer zu bestimmen. Der Schärenasch hat keine s. g. Laichzeichen in den Schuppen

LITTERATURFÖRTECKNING.

1904. Fulton, T. Wemyss: The Rat of Growth of Fiskes. Twenty second Annual Report of the Fishery Board for Scotland. Port. III. Edinburgh.

1905. Hoffbauer, C.: Weitere Beiträge zur Alters- und Wachstumsbestimmung der Fische, spez. des Karpfens. Zeitschrift für Fischerei, XII. Jahrg. Heft 3. Berlin.

1917. Huitfeldt-Kaas, H.: Mjösens fisker och fiskerier. Det Kgl. Norske Vid. Selsk. skrifter 1916, Nr. 2. Trondhjem.

1927. —»— Studier over Aldersforholde og Veksttyper hos Norske Ferskvannsfisker. Oslo.

1913. Jääskeläinen, V.: Anteckningar om Kemi älvs fiskfauna. Finlands fiskerier Bd. 2, 1913. Helsingfors.

1917. —»— Om fiskarna och fisket i Ladoga. Finlands Fiskerier. Bd. 4, 1916—1917. Helsingfors.

1863. Malmgren, A. J.: Kritisk öfversikt af Finlands fiskfauna. Disp. Helsingfors.

1909. Mela-Kivirikko: Suomen Luurankoiset. Porvoo.

1903. Nordqvist, O.: Några biologiska orsaker till sötvattensfiskarnas nuvarande utbredning i Finland. Fiskeritidskrift för Finland. XII. Helsingfors.

1920. Rosén, Nils: Om Norrbottens saltsjöområdes fiskar och fiske. Meddel. från Kungl. Lantbruksstyrelsen No. 225. Linköping.

1907. Trybom, F.: Ichthyologische Beobachtungen auf den Laichplatzen der Lachse und Meerforellen in Unterlauf des Flusses Dalelf in Schweden. Svenska Hydrografisk Biologiska Kommissionens Skrifter, III. Göteborg.

1905. Witting, R.: Öfversikt af de Bottniska sjöarnas hydrografi. Meddel. af Geogr. Föreningen i Finland. VII. Helsingfors.

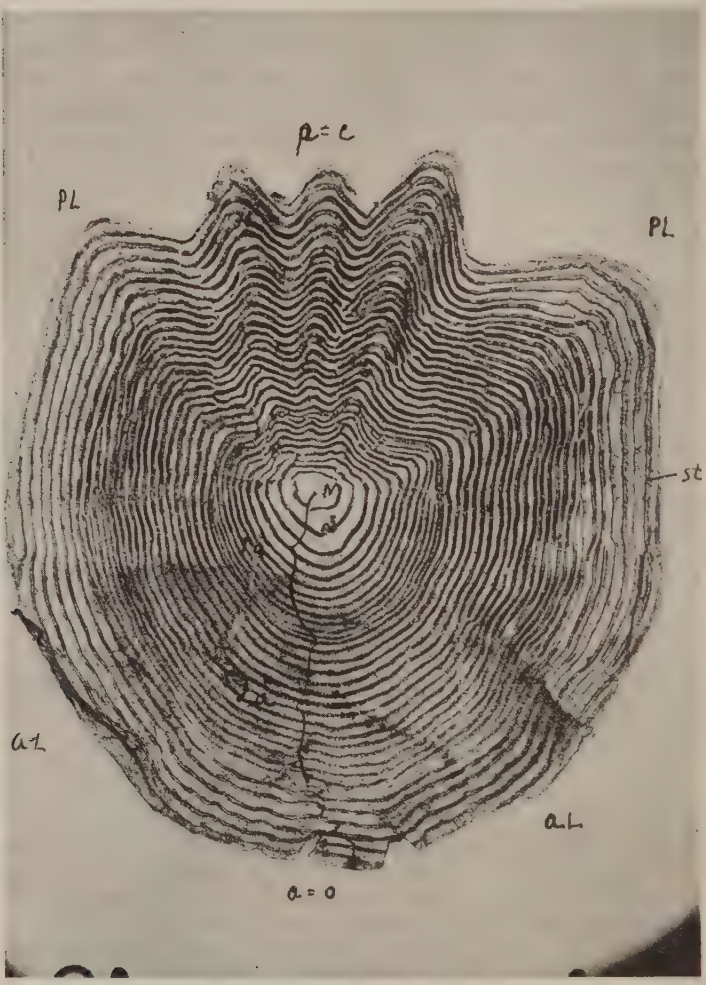


Fig. 5. Fjäll av harr i tredje tillväxtperioden l. 21,8 v. 125 gr. ♂. Fiskad i Michelsöarna 31. 7. 28.

Fig. 6. Fjäll av harr i nionde tillväxtperioden.

Finlands Haliplus-arter och deras utbredning inom Fennoscandia orientalis.

Av

Harald Lindberg.

Under flere års tid har jag intresserat mig för det kritiska *Haliplus*-släktets arter, närmast för att om möjligt genom studiet av deras utbredningsförhållanden inom Fennoscandia orientalis få vissa beröringspunkter med den egendomliga utbredning, som många av våra växtarter ha att uppvisa. Vid den sammanställning av de inom området förekommande 14 arternas utbredning har det också visat sig, att dessa djur uppvisa samma utbredningstyper som växterna. Sålunda finnas arter, vilkas förekomst sträcker sig över hela området eller så gott som över detsamma, utpräglat sydvästliga, utpräglat sydostliga, ostliga o. s. v. Vidare finnas sådana, som äro bundna vid våra kuster med deras ringa salthalt och vilka således äro av relativt ungt datum i vårt lands fauna, medan åter andra uppenbarligen äro av mycket hög ålder.

Det material, som stått till mitt förfogande vid utarbetandet av denna lilla studie, har främst utgjorts av det, som finnes förvarat i coll. Lindberg från Finland. Detta material omfattar inalles 1,200 exemplar och fördelar sig på de olika arterna på följande sätt:

1. H. varius Nicolai ..	4 exx.	7. H. fulvicollis Er.	7 exx.
2. H. obliquus Fabr. ..	14 »	8. H. ruficollis De Geer	275 »
3. H. confinis Steph. ..	5 »	9. H. Heydeni Wehncke	85 »
v. pallens Fowl.	155 »	10. H. immaculatus Geh.	170 »
4. H. fulvus Fabr.	50 »	11. H. lineolatus Mann.	134 »
v. lapponum Thoms.	90 »	12. H. fluviatilis Aubé	40 »
5. H. flavicollis Sturm	90 »	13. H. Wehnckei Gerh.	40 »
6. H. variegatus Sturm	34 »	14. H. interjectus n. ..	10 »

Vidare har jag haft tillgång till det material från Fennoscandia orientalis, som finnes i härvarande universitets entomologiska museum, ävensom de privatsamlingar, som tillhöra mag. W. Hellén, dr R. Krogerus, med. lic. C. von Numers, arkitekt G. Stenius, prokurist S. Stockmann, mag. R. Storå och dr O. H. Wellenius. För vänligt tillmötesgående frambäres ett varmt tack.

Hela antalet av mig granskade exemplar från Fennoscandia orientalis torde knappt understiga 1,500. Av den mest kritiska gruppen, som omfattar arterna *H. ruficollis, Heydeni, immaculatus, lineolatus* (*nomax* Browne), *fluviatilis, Wehnckei* (*lineolatus* auct.) och *interjectus* ha omkring 25 % varit felaktigt bestämda, vilket icke bör förvåna, då man betänker den tidsödande och ofta svåra bestämningen, som i många fall fordrar utpreparering av den hanliga kopulationsapparaten och vid vilken ständigt mikroskopet måste komma till användning. Ett rikt material från de olika fyndorterna underlättar i hög grad en säker bestämning, men ett sådant föreligger sällan.

Under senare år ha flera utmärkta examinationstabeller och utredningar rörande släktet *Haliplus* utkommit, vilket gör bestämningen av hithörande former mycket lättare än tidigare. Det kan således ej förvåna, att i J. Sahlbergs »Catalogus Coleopterorum Faunæ Fennicæ» (Acta Societatis p. F. et Fl. Fennica, XIX, N:o 4, 1900), vilket arbete haft en så utomordentligt stor betydelse för väckandet av intresset för studier av skalbaggsfaunan i vårt land, insmugit sig en hel del felaktigheter. Bland arbeten, som av mig vid bestämningen av våra *Haliplus*-former främst kommit till användning må nämnas: »Die Halipliden der Welt» av A. Zimmermann (Entomologische Blätter, 20. Jahrgang), »Haliplidæ» av R. Scholz (Best. Tab. 97), »Vandkalve og Hvirvlere» av V. Hansen (Danmarks Fauna, N. 34) och »Om nogle Haliplider» av T. Munster (Videnskapss. Skr. I. Nat. Naturv.-Klasse, 1922, N:o 9). Hos Hansen finnas utmärkta teckningar, bl. a. av hanarnas kopulationsorgan. Dessa teckningar äro, såsom jag vid upprepade tillfällen kunnat konstatera, i minsta detalj naturtrogna och underlätta i hög grad en säker bestämning. G. Falkenström har alldeles nyligen (Stockholmstraktens Vatten-Coleoptera. II. *Haliplidæ*. Ent. Tidskr. 1936) lämnat ett värdefullt

bidrag till kunskapen om *Haliplus*-arternas förekomst i Stockholmstrakten.

Nyligen har HELLÉN publicerat en notis, »Finlands *Haliplus*-arter» i Notulæ entomologicæ (vol. XVI, N:o 2, 1936), i vilken han ger en kort sammanställning av de olika arternas utbredning i Finland. Rörande den mest kritiska gruppens (»*fluviatilis*-gruppen») arter baserar han sitt meddelande på den revision, som prof. I. BALFOUR-BROWNE kort förut företagit av det material, som av denna grupp finnes i entomologiska museets inhemska samling. Efter en av mig senare verkställd ingående granskning har det dock visat sig, att en hel del felbestämningar såväl av Balfour-Browne som av andra förelegat, varigenom de av Hellén meddelade uppgifterna rörande arternas utbredning i vårt land i flere fall äro missvisande. I den av Hellén sammanställda förteckningen av Finlands skalbaggar (Enumeratio Insectorum Fenniæ, V, 1936) finnes *H. apicalis* Thoms. (*striatus* Sharp) upptagen från Finland. Denna uppgift grundar sig på bestämningar av Balfour-Browne, som hänförde några i sött vatten på Karelska näset funna *H. fluviatilis*-exemplar samt ett vid Kemi insamlat exemplar av *H. lineolatus* (*nomax*) till *H. apicalis*. Av denna sistnämnda art, som lätt igenkännes på de två groparna på metasternalfortsättningen samt på den ovanligt tydliga, hela elytra täckande mikropunkteringen hos ♀, finnes i coll. Lindberg ett 80-tal exemplar från skånska och halländska kusterna ävensom från Amager. Bl. a. har jag insamlat den vid Lomma, varifrån THOMSONS originalexemplar härstamma. Såväl Hansen som Munster framhålla i likhet med Thomson, att arten är en brakvattensform. Den fordrar synbarligen mer sälta i vattnet än vad våra kuster ha att erbjuda, varför den knappast kommer att anträffas hos oss, allraminst i sött vatten.

BESTÄMNINGSTABELL.

Hanarna, som alltid sakna mikropunktering på elytra, igenkännas lätt på de kortare och mer böjda framklorna och de i olika grad utvidgade framtarslederna, av vilka den första leden är mest utvidgad. Honorna ha framtarslederna likformiga och smala. Elytra äro hos ♀♀ av en del arter försedda med mer eller mindre utbredd mikropunktering, vilken dock ofta är inskränkt till ett litet parti på djurets bakersta del.

A. Elytra mellan de fina punktstrimmorna försedda med tättliggande, fina punkter, synliga med lupp.

I. Thorax' fram- och bakkant svart ..... 1. *H. varius* Nicolai

II. Thorax' fram- och bakkant ej svart

a. Thorax utan basalstreck ..... 2. *H. obliquus* Fabr.

b. Thorax med basalstreck ..... 3. *H. continis* Steph.

B. Elytra mellan de grövre punktstrimmorna utan fin punktering (♀♀ hos en del arter med ± utbredd, ytterst fin, endast med mikroskop synlig punktulering, mikropunktering).

I. Thorax utan basalstreck

a. Stor (4—4.5 mm), elytra nästan alltid med ± tydliga spridda längdfläckar, punktstrimmor finare, tätare... ..... 4. *H. fulvus* Fabr.

b. Något mindre (3.8—4.2 mm), elytra utan fläckar, punktstrimmor grövre, glesare ..... 5. *H. flavicollis* Sturm

c. Mindre (3—3.5 mm), elytra med mycket tydliga fläckar, vid suturen en framtill bredare stor fläck, bildad av flere sammanflytande fläckar, punktstrimmor tämligen grova, glesare ..... 6. *H. variegatus* Sturm

II. Thorax med basalstreck

a. Elytra med brett mörk sutur, på mitten med bågformigt böjt mörkt band, som gör att 4 ljusa, fönsterlika fläckar framträda på djuret ..... 7. *H. fulvicollis* Er.

b. Sutur ej brett mörk.

1. Bred över skuldrorna, bakåt hastigt kort tillspetsad, kortare.

* Större (2.7—3 mm), punktstrimmor fina, täta, ♀ med ± utbredd mikropunktering på bakre hälften, inre framklo hos ♂ kortare, mer böjd .. 8. *H. ruficollis* De Geer

** Mindre (2.5—2.7 mm), punktstrimmor grövre, glesare, ♀ utan mikropunktering, framklor hos ♂ likformiga ..... 9. *H. Heydeni* Wehncke

2. Smalare över skuldrorna, bakåt småningom avsmalnande, mer avlånga.

* Elytras svarta strimmor hela ända till basen.

† Större (3 mm), ♀ utan mikropunktering, inre framklo hos ♂ kortare, mer böjd, 1. tarsled på mellanfötterna hos ♂ på undre sidan tämligen rak .... 10. *H. immaculatus* Gerh.

†† Mindre (2.5—2.8 mm), ♀ med tydlig mikropunktering över hela elytra, framklor hos ♂ nästan lika, 1. tarsled på mellanfötterna hos ♂ på undre sidan starkt inböjd ..... 11. *H. lineolatus* Mann.

** Elytras svarta strimmor ± avbrutna, ± utbredd mikropunktering på elytra hos ♀, 1. tarsled på mellanfötterna hos ♂ ej starkt inböjd.

† Prosternalfortsättningen utan längdfördjupning, ♀ med mikropunktering nästan över elytras hela yta (närmast skutellen i regeln utan), framklor hos ♂ likformiga .. .. 12. *H. fluviatilis* Aubé

†† Prosternalfortsättningen med rännformig längdfördjupning, mikropunkteringen hos ♀ inskränkt till djurets bakre hälft eller bakersta del, inre framklo hos ♂ kortare och mer böjd.

+ Ljusare till färgen, kortare, något bredare över skuldrorna, borstkammen på den högra parameren hos ♂ sträckande sig till spetstaggen (jfr fig. 8, 4 hos V. Hansen, »*H. lineolatus*»). .... 13. *H. Wehnckei* Gerh.

++ Mörkare till färgen, längre, smalare över skuldrorna (till kroppsformen lik *H. immaculatus*), borstkammen på den högra parameren hos ♂ ej sträckande sig till spetstaggen (ungefär som hos *H. Heydeni*, jfr fig. 8, 2 hos V. Hansen), penis med kort och trubbig spets som hos *H. Wehnckei* (jfr fig. 9, 4 hos V. Hansen, »*H. lineolatus*») .... 14. *H. interjectus* n.

1. *H. varius* Nicolai[1]). Ka, »Viburg.» coll. Mannerheim (typex. av *H. pictus* Mann.). — Ik, Nykyrka, Vammeljoki (Hellén); Valkjärvi (Hellén). — Kl, Sordavala, 3 exx., 8. 1927. — Kon, Dvoretz (J. Sahlb.).

2. *H. obliquus* Fabr. Al, Ekerö, grund havsstrand på Prästgårds Öra, 22. 7. 1919; havsstrand bland *Zannichellia* på NV delen av Ekerö, 24. 6. 1933; Geta, Snäckö, 27. 6. 1933; Finström (Stenius). — Ab. Nystad (Hellén). — N, Tvärminne, 2 exx., 8. 1931; Raseborg, 1 ex., 2. 8. 1931.

3. *H. confinis* Steph. Ab, Lojo, Jalassaari, Ivarsviken, 2. 6. 1920 samt nykläckta, ljusa individ 8. 7. 1920; Pitkäperänpohja nära Torhola, 29. 7. 1916; Storön, strand vid Pavola, 27. 6. 1915 (på alla de anförda ställena förekom arten på grunda, vegetationsrika stränder). — Ik, Pyhäjärvi (J. Sahlb.). — Sa, Luumäki (C. v. Numers). — Kl, Parikkala (J. Sahlb.). — Ks, Kuusamo (Mäklin); Paanajärvi, 17. 7. 1926 (Stenius); Kolvankijoki nära Kyrkobyn, 28. 6. 1936, 3 exx. tillsammans med *H. fulvus* v. *lapponum*, *lineolatus* och *Wehnckei* bland

[1]) Ifall samlarens namn utelämnats eller betecknats med L. har fyndet gjorts av Harald, Håkan eller Pär Harald Lindberg.

Tabell över *Haliplus*-arternas utbredning i Fennoscandia orientalis.

	Al	Ab	N	Ka	Ik	St	Ta	Sa	Kl	Kol	Oa	Tb	Sb	Kb	Kon	Om	Ok	Kp	Ob	Ks	Kk	Le	Lkem	Lim	Lv	Li	Lps	Lt	Lmur	Lp
1. H. varius	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. H. obliquus	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. H. confinis	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
v. pallens	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4. H. fulvus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
v. lapponum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—
5. H. flavicollis	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6. H. variegatus	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7. H. fulvicollis	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8. H. ruficollis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9. H. Heydeni	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10. H. immaculatus	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11. H. lineolatus	—	+	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	+	—	+	—	+
12. H. fluviatilis	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13. H. Wehnckei	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	+	+	+	—	+	—
14. H. interjectus	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Myriophyllum alterniflorum o. a. vattenväxter. — Li, Enare (Krogerus); Ivalojoki (Poppius). Lps, Petsamo, lerstrand N om övre Klostret, 5. 7. 1929, 1 ex. tills. med *H. fulvus* v. *lapponum* och *Agabus arcticus*.

Var. *pallens* Fowl. Al, Ekerö; Geta (Poppius, L.); Hammarland; Jomala (Hellén, L.); Finström (Hellén, Stenius, L.); Sund (Forsius, L.); Saltvik; Föglö (Forsius). — Ab, Pargas (O. M. Reuter); Nagu (J. Anttila); Nystad (Söderman, Hellén). - N, Hangö (U. Sahlb., Krogerus, L.); Tvärminne (Krogerus, L.); Ekenäs (Stenius, Wellenius); Ingå; Helsingfors (J. Sahlb., Federley, L.); Sibbo skärgard (Stenius). - Om, Pedersöre (Storå). — Ob, Hailuoto (Wuorentaus).

4. *H. fulvus* Fabr. Al, Finström (Forsius, Frey). — Ab, Åbo (Ingelius); Kakskerta (Bonsdorff); Töfsala (Wikström); Sammatti (Krogerus, L.); Lojo; Vichtis; Pusula. - N, Tvärminne (Frey, L.); Helsinge (Federley, Krogerus). — Ka, Kymmene (J. Sahlb.); Viborg, Monrepos, 24. 8. 1934; St. Johannes (Silfvenius); Jääskis (Valle). — Ik, Pyhäjärvi (J. Sahlb.); Kuolemajärvi (Silfvenius); Mola (Silfvenius, L.); Nykyrka (Silfvenius). — St, Yläne (Levander); Ta, Padasjoki (Ehrström). — Sa, Taipalsaari (Mäklin); Luumäki (v. Numers). — Kl, Kexholm (J. Sahlb.); Parikkala (J. Sahlb., Stenius); Jaakkima (J. Sahlb.); Sordavala; Suistamo (Stenius). — Kol, Petrosavodsk (J. Sahlb.) — Oa, Kuortane (U. Sahlb.). — Tb, Jyväskylä (Heimbürger). — Sb, Kuopio (Levander); Idensalmi (J. Sahlb.). — Kb, Nurmes (J. Sahlb.) — Kon, Tiudie (J. Sahlb.); Schungu (Poppius). — Om, Pedersöre (Storå); Siikajoki (J. Sahlb.); Säräisniemi (Wuorentaus). - Ok, Kajana (Carpelan). — Ob, Uleåborg (J. Sahlb.).

Var. *lapponum* Thoms. Ok, Suomussalmi (Sorsakoski). — Ob, Kiiminki (J. Sahlb.); Pudasjärvi (J. Sahlb.); Tornea (J. Sahlb., L.) Turtola (J. Sahlb.); Rovaniemi. — Ks, Kuusamo (J. Sahlb., Frey); Paanajärvi (Krogerus, Stenius); strand vid V ändan av Paanajärvi, 3. 8. 1936; Paanajärvi, strand nedanför Paana gard, 2. 8. 1936; Kolvankijoki nära kyrkbyn, 28. 6. 1936; stranden av Kuusamojärvi, nära prästgården, 24. 6. 1936. — Lkem, Kittilä (Sundman, Krogerus); Kemiträsk (J. Sahlb.). - Lim, Imandra (Enwald); Chibinä (Edgren). — Lv, Olenitsa (Levander). — Le, Muonio (Mäklin, J. Sahlb., Stenius); Enontekis (Krogerus, Stenius, L.); Kilpisjärvi (Stenius, L.). — Li, Enare (Krogerus, Hellén); Enare träsk (Poppius); Saariselkä (Poppius); Ivalo; Patsjoki (Poppius); Peldoivi (Poppius). — Lps, Petsamo, flerstädes. — Lt, Kildin (Edgren). — Lmur, Jokonsk (Enwald).

5. *H. flavicollis* Sturm. Al, Ekerö (Krogerus, Stenius, L.); Geta (Poppius); Finström; Jomala (Forsius, L.); Sund (Forsius, Frey, Krogerus, L.); Saltvik; Lemland (Frey); Föglö (Nordström, Forsius). - Ab, Nagu (J. Anttila); Nystad (Söderman, Hellén). — N, Tvärminne; Raseborg; Sibbo skärgård (Stenius); Pärnå (Krogerus). — Ka, Kymmene

(J. Sahlb., Grönblom); Viborg (Motschulsky, coll. Mäklin). — Ik, Kuolemajärvi, Lautaranta, grund havsvik (Krogerus).

6. *H. variegatus* Sturm. Al, Ekerö, Storbyn, i vattenpussar i närheten av Tullhuset, c. 40 exx., 17. o. 19. 7. 1919, 18. 6. 1922; Finström,. Godby träsk, 1 ex., 30. 7. 1919; Jomala (Forsius). — Ab, Åbo (Ingelius).

7. *H. fulvicollis* Er. Al, Ekerö, smärre vattensamlingar mellan Storbyn och Kyrksundet, 16. 7. 1919; vattensamling mellan Storbyn och Käringsundet, 17. 7. 1919; Finström, litet träsk N om kyrkan, 30. 7. 1919; Jomala (Forsius); Saltvik, Borgboda träsk, 9. 7. 1919; Ekerö (Hellén, Krogerus). — St, Norrmark (Wikström). — Kon, Saonesje, Tolvaja (Poppius).

8. *H. ruficollis* De Geer. Al, Ekerö (Stenius, Forsius, Frey, L.); Geta; Jomala; Finström (Forsius, Stenius, Weurlander, L.); Saltvik; Lemland; Kökar; Brändö (Wikström). — Ab, Åbo (Ingelius); Kimito (Sundberg); Nystad (Hellén, Söderman); Tenala; Pojo; Sammatti (J. Sahlb.); Karislojo (J. Sahlb., Hellén, Krogerus); Lojo (Luther, Krogerus, L.); Vichtis; Kärkölä. — N, Tvärminne; Snappertuna; Karis; Esbo (Poppius, Hellén, L.); Helsinge (Hellén, L.); Helsingfors (Ingelius, Levander, Krogerus, L.); Borga (Edgren); Ka, Fredrikshamn (Forsius); Veckelaks (Forsius); Tytärsaari (Hellén); Seitskär (Hellén); Viborg; Björkö (Silfvenius); Jääskis (Valle). — Ik, Nykyrka, Vammeljoki (Hellén, L.); Terijoki (Hellén); Kuokkala (Colliander); Kivinebb (Silfvenius, Stenius); Mola (J. Sahlb., Silfvenius, L.); Valkjärvi; Pyhäjärvi (J. Sahlb., Boman, Hellén, L.); Rautus (Krogerus, Stenius, L.). — St, Sastmola (Wikström); Yläne (J. Sahlb.); Nakkila (Wikström); Norrmark (Wikström); Karkku (Hellén, R. Elfving). — Ta, Messuby (Frey, *H. Wehnckei*, det. I. B.-Browne); Hattula (v. Essen); Hausjärvi (Stenius); Urdiala (Stenius); Hollola (J. Sahlb.); Asikkala (Krogerus); Heinola (Krogerus); Tammerfors (Saarinen); Padasjoki (Ehnberg). — Sa, Rantasalmi (Pylkkänen); Luumäki (v. Numers); Kristina (v. Numers). — Kl, Kexholm (J. Sahlb., Krogerus); Parikkala (J. Sahlb.); Sordavala (Linnaniemi, Krogerus, Stenius, L.); — Impilaks (Vesterlund); Valamo; Jänisjärvi (Hammarström). — Tb, Keuru (Hellén); Rautalampi (Hellén); Konginkangas (Luther). — Sb, Suonenjoki (Laitinen); Leppävirta (Enwald); Kuopio (Levander, Frey); Idensalmi (J. Sahlb.). — Kb, Joensuu (Enwald); Ilomants (Woldstedt); Nurmes (J. Sahlb.). — Kon, Saonesje, Velika guba (Poppius); Tiudie (J. Sahlb.). — Om, Vetil (Nessling). — Ok, Kajana (Carpelan). — Ob, Kempele (Wuorentaus); Uleåborg (J. Sahlb., Wuorentaus); Turtola (J. Sahlb.).

9. *H. Heydeni* Wehncke. Al, Saltvik, träsk vid Syllöda, 25. 6. 1919; Jomala (Forsius, L.); Sund (Forsius, Frey). — Ab, Pargas (O.M. Reuter); Angelniemi (Rajalin); Åbo (Wikström); Karislojo (Hellén); Lojo (Luther, L.); Pusula. — N, Hangö; Ekenäs (Wellenius); Ingå;

Sjundeå; Kyrkslätt; Esbo (Hellén, L.); Helsingfors (Levander, Krogerus); Helsinge (Federley, Stenius, Stockmann, Wellenius, L.); Mäntsälä, Frugård (Nordenskiöld); Orimattila (Woldstedt). — Ka, Tytärsaari (Hellén); Viborg (Silfvenius, Löfgren); St. Johannes (Silfvenius); Björkö (Silfvenius). — Ik, Rautus (Stenius, L.); Terijoki (Hellén, Krogerus); Kuokkala (Colliander); Kellomäki, tillsammans med *H. fluviatilis*. — St, Sastmola (Wikström); Ruovesi (A. Saarinen). — Ta, Urdiala (Stenius); Hausjärvi (Stenius); Hattula (Hellén). — Sa, Luumäki (v. Numers). — Kl, Sordavala (Linnaniemi, Stenius); Salmis (v. Bonsdorff); Pälkjärvi (Hammarström). — Sb, Jorois; Kuopio (Levander). — Kb, Joensuu (Enwald).

10. *H. immaculatus* Gerh. Al, Ekerö (Stenius, L.); Hammarland; Jomala (Forsius, Hellén, L.); Sund (Forsius, L.); Saltvik; Lemland; Föglö (Stenius); Kumlinge (Wikström). — Ab, Tövsala (Wikström); Pargas (Ingelius); Runsala (Stenius, L.); Nystad (Hellén). — N, Hangö; Tvärminne, allm.; Pojo viken; Ingå; Helsinge (Stenius); Drumsö (v. Numers, L.); Sibbo skärgård (Stenius). — Ka, Tytärsaari (Hellén); Lavansaari (Hellén); Seitskär (Hellén); Björkö (Silfvenius). — Ik, Terijoki (Hellén). — St, Björneborg, Bredvik (Lönnmark). — Om, Pedersöre (Storå). — Ob, Hailuoto (Wuorentaus).

11. *H. lineolatus* Mann. (*H. nomax* Browne). Ab, Sammatti (Krogerus); Karislojo (Krogerus); Lojo, Jalassaari och Storön, grunda, gräsbevuxna stränder; Vichtis (Mäklin, L.). — N, Helsinge (Krogerus); Borgå skärgård. — Ka, Viborg, Monrepos, grund strand, tillsammans med *H. fulvus*, *ruficollis* och *interjectus* 24. 8. 1934; Viborg (Silfvenius, *H. immaculatus*, det. I. B. Browne); St. Johannes (Silfvenius, *H. immaculatus*, det. I. B. Browne). — Ik, Nykyrka (Silfvenius); Valkjärvi, Pasuri; Rautus (Krogerus); Sakkola. — St, Yläne (Levander). — Kl, Kexholm (J. Sahlb.); Parikkala (Stenius); Jaakkima (J. Sahlb.); Sordavala (Krogerus, L.); Kirjavalaks (Poppius). — Sb, Kuopio (Levander); Idensalmi (J. Sahlb.). — Kb, Pielisjärvi (Woldstedt). — Kon, Schungu (Poppius). — Om, Jakobstad (Poppius); Säräisniemi (Carpelan). — Ok, Kajana (Carpelan); Hyrynsalmi (Hellén); Suomussalmi (Sorsakoski). — Kp, Wig floden (J. Sahlb.). — Ob, Hailuoto (Wuorentaus); »Ostrob.» (Mannerheim, s. nom. *H. fluviatilis* var. *lineolatus*, orig. exx.); Uleåborg (J. Sahlb.); Kemi (J. Sahlb., *H. apicalis* det. I. B. Browne), Kemi (Enwald); Torneå (Krogerus, Stenius). — Ks, Kuusamo (J. Sahlb., Frey); Paanajärvi (Krogerus, Stenius); strand vid V ändan av Paanajärvi, 3. 8. 1936; Paanajärvi, m. allm. på grunt vatten nedanför Paana gård, 2. 8. 1936; Kolvankijoki nära kyrkbyn, tillsammans med *H. fulvus* v. *lapponum*, *confinis* och *Wehnckei*, 28. 6. 1936; å 4 km. från kyrkbyn åt Paanajärvi till, tillsammans med *H. Wehnckei*, 2. 7. 1936; Kuolajärvi (Enwald). — Le, Muonio (J. Sahlb.); Hetta (J. Sahlb.);

Enontekis. — Li, Ivalo (J. Sahlb.); Ivalojoki (Poppius); Enare (Krogerus). — Lt, Lutto (Poppius). — Lp, Ponoj, vattensamling med *Ranunculus Pallasii* (Hellén).

12. *H. fluviatilis* Aubé. Ik, Nykyrka, Vammeljoki (Hellén, det. I. B.-Browne); vid landsvägsbron över Vammeljoki, på grunt vatten på sandbotten, 21. 6 och 21. 8. 1934, ca 30 exx. (redan 1934 i coll. Lindberg urskild som *H. fluviatilis*); Terijoki, Ollinpää (Hellén); Kellomäki, vid mynningen av en källa, flytande in i en grävd damm i park, 22. 8. 1934, 3 exx.; Rajajokis mynning (Hellén); Sakkola, bäck vid Kiviniemi (Hellén); Metsäpirtti (Grönblom, ♀ *H. striatus* det. J. Sahlb., *apicalis* det. I. B. Browne); Raivola (J. Sahlb., *H. striatus* det J. Sahlb., *apicalis* det. I. B. Browne).

13. *H. Wehnckei* Gerh. (*H. lineolatus* auctor., nec Mann.) Kl, Jaakkima (Forsius och 20. 8. 1927, L.). — Kp, Soroka vid Vita havet (J. Sahlb.). — Ob, Hailuoto (Wuorentaus). — Ks, Kuusamo (Krogerus); Paanajärvi (Stenius); strand vid V ändan av Paanajärvi, 1 ex. tills. med *H. fulvus* v. *lapponum* och *lineolatus*, 3. 8. 1936; Kolvankijoki nära kyrkobyn, 8 exx. tills. med *H. confinis*, *fulvus* v. *lapponum* och *lineolatus*, 2. 7. 1936; i en å 4 km från Kyrkobyn åt Paanajärvi till, 9 exx. tills med *H. lineolatus*, 2. 7. 1936. — Lkem, Kittilä (Krogerus, *H. immaculatus* det. I. B.-Browne). — Li, Enare (Hellén). — Lps, Petsamo, sandstrand vid övre klostret, tills. med bl. a. *Hydroporus memnonius*, *umbrosus*, *palustris*, *Agabus serricornis*, 5. 7. 1929[1]). — Lv, Varsuga (Levander, s. n. *H. ruficollis*); Kusomen (Levander, *H. immaculatus* det. I. B. Browne); Tschavanga (Levander, *H. nomax* det. I. B. Browne). — Lmur, Jokonsk (Enwald, s. n. *H. Heydeni* och *H. ruficollis*).

14. *H. interjectus* n.[2]). Ka, Viborg, Monrepos, grund vegetations-

---

[1]) I HÅKAN LINDBERGS uppsats, »Untersuchungen in N-Petsamo über die Käferfauna hochnordischer Biotopen» (Memoranda Soc. p. F. et Fl. Fenn. 9, p. 123, 1933—1934) upptagen såsom *H. lineolatus*. Bestämningen gjordes efter V. HANSENS Vandkalve og Hvirvlere. Hansens och andras *H. lineolatus* är identisk med *H. Wehnckei* Gerh. KROGERUS' exemplar från Kittilä ha redan för flere år sedan i coll. Lindberg bestämts enligt Reitters Fauna Germanica till *H. Wehnckei* Gerh.

[2]) Steht *H. Wehnckei* Gerh. (*lineolatus* auct.) am nächsten, weicht aber von dieser Art durch dunklere Farbe, etwas schmälere und längere Form (die Form fast wie bei *H. immaculatus* Gerh.) und durch kürzere Bürste an der rechten Paramere ab, die Bürste reicht nicht wie bei *H. Wehnckei* bis an die mit einem dornförmingen Fortsatze versehene Spitze hinan, sondern hört eine Strecke vor der Spitze auf (wie bei

rik vik, 10 exx. tills. med *H. fulvus, lineolatus* (*nomax*) och *ruficollis*, 24. 8. 1934.

Alla de vid Monrepos insamlade *Haliplus*-formerna äro tagna på ett mycket inskränkt område i en med ytterst rik vegetation bevuxen grund vik, i vilken bl. a. den ytterst sällsynta *Najas tenuissima* A. Br. växer. Till en början trodde jag, att en form av *H. Wehnckei* förelåg, men då såväl färgen som kroppsformen samt särskilt borstkammen på högra parameren hos ♂ avvek från *H. Wehnckei*, av vilken art ett rikt material förelegat, har jag sett mig tvungen att giva åt formen ett nytt namn. Såväl Victor Hansen som G. Falkenström, till vilka jag sänt exemplar av denna synnerligen kritiska form, för att få veta deras åsikt om densamma, ha meddelat mig, att en för dem obekant form föreligger.

* * *

Det *Haliplus*-material, som stått mig till buds, har varit så pass rikligt, att man på grund av detsamma torde få en riktig bild av de skilda arternas utbredning åtminstone i Finland. Annorlunda ställer sig saken beträffande de delar av Ryssland, som räknas till Fennoscandia orientalis. Det är ledsamt nog endast ett mycket ringa antal exemplar, som i entomologiska museets samlingar finnes därifrån. Jag tror dock, att vad vi ha från nämnda trakter, är rätt representativt, och att de arter, vilka man kan vänta från de till vårt land angränsande delarna av Ryssland, också ingått i det av mig bearbetade materialet. Från ryskt område har jag sett av finländska exkurrenter insamlade exemplar av följande 6 arter: *H. varius, fulvus* + var. *lapponum, fulvicollis, ruficollis, lineolatus* (*nomax*) och *Wehnckei* (*lineolatus*). Möjligen kunde man vänta, att även *H. confinis, Heydeni, fluviatilis* och *interjectus* skulle finnas därstädes. De övriga 4 av våra 14 arter kunna enligt min tanke icke finnas inom de till Fennoscandia hörande delarna av norra Ryssland, då de i vårt land ha en sådan utbredning, att man har svårt att tänka sig, att de även skulle uppträda i nämnda trakter.

1. *H. varius* Nicolai är en av Europas sällsyntaste arter av släktet. Den saknas i Sverige, Norge och Danmark. Enligt Reitter, Fauna

---

H. Heydeni Wehncke), Penis ist wie bei *H. Wehnckei* kurz, breit und stumpf, Vorderklauen des ♂ assymetrisch, Fühler ganz rötlichgelb, Prosternalfortsatz mit Mittelrinne.

Germanica, är den överallt sällsynt, enligt Zimmermann icke allmän i N och V Europa. Inom vårt område måste den anses såsom en mycket sällsynt, utpräglat SO-lig art. Den uppgives förekomma i långsamt rinnande vatten på sandbotten. På sådana ståndorter är den även funnen hos oss: bl. a. vid Sordavala, i en i Ladoga utrinnande å och i Vammeljoki.

2. *H. obliquus* Fabr. (*amoenus* Oliv.) saknas i Norge enligt Munster; i Danmark är den enligt V. Hansen utbredd och tämligen allmän i sött, stillastående eller långsamt rinnande vatten. Grill upptar den endast från Skåne och Öland. Falkenström har funnit den i saltvatten på Dalarö invid Stockholm. Håkan Lindberg har insamlat den i en av en *Chara*-art bevuxen vattenpuss vid Bökeberg nära Lund (22. 6. 1923, 17 exx. i coll. Lindberg), ävensom på L. Rågö vid Estlands N-kust (4. 6. 1933, 5 exx. i coll. Lindberg). Hos oss är arten utpräglat SV-lig, känd endast från Åland, Nystad, Tvärminne och Raseborg. På de nämnda ställena förekommer den i grunt havsvatten eller i havets omedelbara närhet, så även på L. Rågö (Håkan Lindberg, Memoranda Soc. p. F. et Fl. Fenn., 10, p. 205—207, 1933 – 1935).

3. *H. confinis* Steph. uppträder hos oss under tvänne rätt olika former, en mörk sötvattensform och en i regeln något mindre, till färgen ljus brakvattensform (var. *pallens* Fowler, se bl. a. V. Hansen och A. Horion, Nachtrag zu Fauna Germanica, 1935). Hansen känner från Danmark endast den mörka huvudformen och anför, att den är utbredd, men icke allmän i sött stillastående eller svagt rinnande vatten. Han framhåller emellertid, att arten även uppgives förekomma i brakvatten. Vilken form det är, som förekommer i Norge, framgår ej av Munsters citerade arbete. Arten synes där vara sällsynt och mest förekomma i sött vatten, men vara känd även från små vattenpussar på stranden vid västkusten. Håkan Lindberg har funnit den mörka formen vid Bökeberg nära Lund, således i sött vatten, tillsammans med *H. obliquus* (25 exx. i coll. Lindberg). Troligen är förhållandet detsamma i Sverige som hos oss, att den mörka formen uppträder som sötvattensform, medan den ljusa förekommer längs ostkusten i bräckt vatten. Falkenström anför *H. confinis* från saltvatten vid Dalarö i Stockholms skärgård (trol.

den ljusa formen). Såväl på Ormsö som på St. Rågöarna i Estland har Håkan Lindberg insamlat den ljusa formen. Den förekom där såväl i havsvatten som i små sötvattenspussar på själva stranden. I Finland är den mörka sötvattensformen känd från Lojo, Pyhäjärvi, Luumäki, Parikkala, Kuusamo, Enare och Petsamo, medan åter v. *pallens* förekommer i grunt havsvatten på Åland, i Åboland och vid Finska viken åtminstone till Sibbo skärgård. Isolerade fyndorter ligga utanför Jakobstad och Uleåborg. Att arten förekommer på flere ställen vid Bottniska viken kan man taga för givet. Kuststräckan vid Bottniska viken är synbarligen entomologiskt ännu sämre känd än botaniskt.

4. *H. fulvus* Fabr. är utbredd över hela vårt område; sällsynt på Åland, tämligen allmän i södra Finland, sparsamt förekommande i mellersta Finland tilltar den i frekvens i norra Finland och i Lappland, där den uteslutande uppträder under den mörkare, i regeln något smalare formen, var. *lapponum* Thoms. Var den systematiska såväl som den geografiska gränsen skall dragas mellan dessa former är svårt att avgöra. Den sistnämnda kunde kanske dragas från Kajana till Uleåborg. I likhet med MUNSTER och en del andra författare betraktar jag *H. lapponum* endast som en nordlig form av *H. fulvus*. Sant är, att den typiska nordliga formen genom sin kroppsform och färg i de flesta fall är rätt så lätt att hålla i sär från den vanliga sydliga, men det finnes hos oss t. o. m. i de sydligaste delarna av landet exemplar, som äro mycket svåra att skilja från den nordliga. I regeln är grundfärgen hos den sistnämnda mer stötande i gulbrunt, medan den sydliga är mer rödbrun. *H. fulvus* är kanske den mest spridda av alla arter i Europa. I Danmark har den enligt Hansen stor utbredning, men är icke så allmän som *H. variegatus*. I Norge går den enl. Munster genom hela landet, i Sverige enl. Grill likaså, om *H. lapponum* sammanföres med *H. fulvus*. Den förekommer vanligen i älvar, åar och större sjöar med sandbotten.

5. *H. flavicollis* Sturm är i Finland en utpräglad kustform, allmän på Åland, spridd från Nystad till Karelska näset, men saknas i motsats till *H. immaculatus* på utöarna i Finska viken. Enligt Zimmermann är den allmän i Europa, Sibirien och Turkestan. I Danmark är arten allmän i sött vatten enligt Hansen, i Norge finnes den

endast på få ställen i landets sydligaste delar. Enligt Grill synes arten i Sverige även vara tagen i landets inre delar. Falkenström känner den från Stockholmstrakten endast från ett ställe i havsbandet. I coll. Lindberg finnes den endast från tvänne kustlokaler, Varberg i Halland och Dalarö nära Stockholm. Tagen nära London i en mindre sjö av P. H. Lindberg.

6. *H. variegatus* Sturm är hos oss känd endast från 3 ställen på Åland, där den är funnen i vattenpussar och träsk, samt från Åbo trakten. Enligt Hansen är den allmän i Danmark. Munster känner den endast från ett par ställen i sydligaste Norge. Enligt Grill är den utbredd i Sverige till Uppland. Falkenström anför den från en större damm i Stockholmstrakten. Håkan Lindberg har tagit den vid Bökeberg (40 exx. i coll. Lindberg), förekommande tillsammans med *H. ruficollis, immaculatus, obliquus* och *confinis* samt i N-Estland vid Baltischport och på L. Rågö, i sött vatten c. 100 m från havsstranden tillsammans med *H. immaculatus, ruficollis, confinis* var. *pallens* och *obliquus*.

7. *H. fulvicollis* Er. Inom vårt område är arten endast känd från några fyndorter på Åland, från Sastmola norr om Björneborg samt från Onega-Karelen. Från Danmark föreligger enl. Hansen endast ett exemplar. Ej säkert påvisad från Norge enl. Munster. Huru den är utbredd i Sverige är mig obekant. Grill upptar den visserligen som känd från Sk — Uppland, en uppgift som dock förefaller mindre tillförlitlig. Falkenström anför arten från smärre vattensamlingar i Stockholmstrakten. I den palearktiska delen av coll. Lindberg finnes endast 1 ex. från Wien, vilket tyder på, att arten överhuvudtaget är sällsynt. Förekommer i smärre vattensamlingar och mindre träsk med dybotten och rik vegetation.

8. *H. ruficollis* De Geer är enligt Zimmermann mycket allmän i hela Europa, Mindre Asien och Sibirien (enligt Munster även påvisad i material från Mongoliet). I Danmark enligt Hansen en av de vanligaste arterna, i Norge går den upp till Saltdalen, ej långt från Bodö, i Sverige till Norrbotten. I södra och mellersta Finland är *H. ruficollis* utan gensägelse vår vanligaste och ymnigast uppträdande art. Den går dock ej i de inre delarna längre norrut än till Kajana, medan den vid kusten anträffas så nordligt som vid Uleå-

borg; en isolerad fyndort ligger vid Turtola vid Torne älv, vid polcirkeln. Alla uppgifter om artens förekomst i Lappland bero på felaktig bestämning.

9. *H. Heydeni* Wehncke skall enligt Zimmermann vara lika allmän i Europa som *H. ruficollis*. I Norden är den dock uppenbarligen betydligt sällsyntare än nämnda art. Sålunda känner Hansen den endast från ett par fyndorter, i rinnande sött vatten; jag har tagit den på stranden av en sjö i Sölleröd, Själland. Munster framhåller att arten är inskränkt till låglandet i sydliga Norge. Hur den är utbredd i Sverige är mig obekant. I coll. Lindberg finnes den från Sk., Boh., Koster; VG, Örby; ÖG, Rystad och Ö. Skrukeby. Falkenström anför arten från Stockholmstrakten. Hos oss är den betydligt sällsyntare än *H. ruficollis* och går mot N endast till Sastmola, Ruovesi, Kuopio och Joensuu. Finnes hos oss såväl i stillastående som rinnande vatten.

10. *H. immaculatus* Gerh. uppgives av Zimmermann förekomma i Europa och Sibirien. Rörande denna arts uppträdande i Danmark, framhåller Hansen, att den är rätt allmän och utbredd i sött, stillastående eller långsamt rinnande vatten, kanske också i brakvatten. Munster känner den endast från ett par lokaler utanför Oslo och framhåller, att den synes fördraga brakvatten. I coll. Lindberg finnes den från Sk, Bökeberg, i sött vatten, samt från Sk, Arlöv och Sdml., Dalarö i bräckt vatten. Enligt Falkenström är arten mycket vanlig vid stränderna av Saltsjön utanför Stockholm, men saknas därstädes i sött vatten. Hurudan utbredning den förövrigt har i Sverige är mig obekant. Här hos oss i Finland är *H. immaculatus* en utpräglad brakvattensart; den uppträder mycket allmänt på Åland i grunt havsvatten, är spridd längs hela kusten av Finska viken och känd även från utöarna därstädes. Då arten är funnen vid Björneborg, Jakobstad och Uleåborg är det troligt att densamma är spridd längs hela Bottniska viken. Rörande artens allmänna förekomst i västra Nyland hänvisas till Håkan Lindberg (Acta Soc. F. Fl. F. 60). På norra kusten av Estland uppträder *H. immaculatus* på samma sätt som i vårt kustområde. Alla tidigare uppgifter rörande artens förekomst inom områden belägna längre borta från kusten ha visat sig vara baserade på felaktigt bestämda exemplar.

11. *H. lineolatus* Mann. (*nomax* Browne) synes vara inskränkt till norra delarna av Europa. Zimmermann uppgiver den från England, Holland, Hamburg och Lappland. Enligt Hansen är arten utbredd, men sannolikt icke allmän i Danmark och anträffas där i stillastående sötvatten. Han framhåller även efter andras uppgifter, att den skulle föredraga bräckt vatten. I Norge är den påträffad enligt Munster från trakten av Oslo till Skogn, en ort belägen österut från Trondhjem. I coll. Lindberg finnas exemplar från Sverige från VG, Hemsjö, Sdml., Huddinge och Stockholms trakten samt Jämtl., Storlien. Falkenström uppger arten från Stockholmstrakten; en ♀-form utan mikropunktering, var. *lævigatus* Falkenstr., är av honom tagen i en vik av Mälaren. Talrika exemplar insamlades av mig på grunt vatten vid sjöstrand invid Killarney på Irland. I Finland och norra Ryssland är *H. lineolatus* rätt allmän och uppvisar en egendomlig utbredning. Den saknas fullständigt på Åland och inom det stora sjöområdet i Satakunta, Tavastland och Savolaks. I norra Finland, Kuusamo och Lappland, är den en vanlig art. I Kuusamo var det den vanligast förekommande och påträffades särskilt på grunt vatten vid sjöstränder, men även i långsamt rinnande åar. I bräckt vatten är den aldrig funnen hos oss.

Mannerheims originalexemplar av *H. lineolatus*, vilka förvarats i Mannerheims samling å härvarande entomologiska museum, äro tagna i Österbotten, där arten särskilt i trakterna mellan Uleåborg och Torneå är anträffad på flere ställen.

12. *H. fluviatilis* Aubé är enligt Zimmermann utbredd i Europa och Sibirien. I Danmark är den funnen endast i två åar på Själland (Kögeå och Suså) enligt Hansen. I Norge är den icke påträffad. Grills uppgift om den vidsträckta utbredningen i Sverige hänför sig uppenbarligen, åtminstone delvis, till andra arter, troligen främst till *H. lineolatus* (*nomax*). Falkenström anför arten från Stockholmstrakten. I Finland är *H. fluviatilis* mycket sällsynt och inskränkt till rinnande vatten på ett fåtal ställen på Karelska näset.

13. *H. Wehnckei* Gerh. (*lineolatus* Zimm., Hansen, Munster m. fl. ej Mann.) är enligt Zimmermann känd från Nord- och Central-Europa och Sibirien. Hansen anför den som en troligen rätt allmän och utbredd art i Danmark. Han uppgiver, att den förekommer i stilla-

stående eller långsamt rinnande sött vatten, men förmodar att den också möjligen kunde finnas i bräckt vatten. Enligt Munster är arten sällsynt, men utbredd från landets sydligaste delar upp till Karasjok (nära gränsen till Enare). I coll. Lindberg finnes exemplar från Hell vid Trondhjem (leg. Håkan Lindberg) samt från Karasjok. Falkenström har endast anträffat ett ♀-exemplar i Stockholmstrakten. I Fennoscandia orientalis är *H. Wehnckei* en sällsynt art, känd från SO-Karelen, Hailuoto utanför Uleåborg, från några ställen i Kuusamo och Lappland samt från trakterna kring Vita havet, även tagen vid Ishavskusten på Kola halvön.

14. *H. interjectus* n. är tillsvidare endast känd från Monrepos vid Viborg. Ett ♀-exemplar funnet den 14. 8. 1934 vid Pasuri i Valkjärvi, Ik, på stranden av Vuoksen torde höra till denna art, men då endast ett ♀-exemplar anträffats, får förekomsten därstädes tillsvidare anses vara osäker.

* * *

Redan en hastig blick på de kartor, vilka medfölja denna uppsats och på vilka alla av mig kända fyndorter för de inom Fennoscandia orientalis funna 14 *Haliplus*-arterna äro utmärkta, visar huru olika fyndorterna äro fördelade på de skilda kartorna. En noggrannare granskning av dessa kan giva antydningar om arternas invandringsvägar och invandringstider, såväl som deras beroende av olika ekologiska faktorer. Vid sammanställningen av detta arbete har det vid upprepade tillfällen visat sig, att ett exemplar, som, så att säga ej passat in på kartan, alltid visat sig vara felaktigt bestämt. Jag nämner endast som exempel uppgifterna om *H. ruficollis'*, *Heydeni's* eller *immaculatus'* förekomst i Lappland, eller *H. flavicollis'* från sött vatten långt från kusten. Alltid har det visat sig, att felbestämning förelegat eller att djurets fyndort varit oriktigt angiven. Man står ofta undrande inför frågan, varpå denna förvånansvärda lagbundenhet i utbredningen beror. Förklaringen står sannolikt främst att söka i djurens biologiska förhållanden och de olika utvecklingsstadiernas beroende av de ekologiska faktorerna. I många fall giva dessa omständigheter dock icke förklaringen till utbredningen. Varför finnes t. ex. *H. fluviatilis* endast på Karelska näset?

Vattnet är därstädes knappast av annan beskaffenhet än på otaliga andra ställen i landet. Då den ifrågavarande arten förekommer såväl i en bred å som i en kall källa, synas fordringar på ett särskilt slag av vatten från skalbaggens sida icke föreligga. Orsaken till artens utbredning står heller icke att söka i förekomsten av en bestämd näringsväxt, som skulle saknas inom andra delar av landet, ty en sådan finnes icke på Karelska näset. Varför saknas *H. lineolatus* inom mycket stora delar av det inre Finland? Här kunna klimatiska förhållanden ej spela in, då arten förekommer såväl i landets sydligaste som i den nordligaste delar, ja, t. o. m. på Kola halvöns tundror. Varför saknas nyssnämnda art h. o. h. på Åland? Bottnens och vattnets beskaffenhet kan det ej bero på, då arten ifråga trives såväl i stillastående som i rinnande vatten, på ställen med sandbotten och ler- eller dybotten, på lokaler med rik vegetation eller på sådana, där växtligheten är så gott som ingen. I de ovannämnda fallen liksom i många andra står förklaringen till arternas utbredning tydligen att söka i landets geografiska och geologiska utvecklingshistoria. Fördelningen av land och vatten under landets utveckling sedan istiden har varit en synnerligen viktig faktor. Men här uppställer sig åter frågan, varför mången art icke vandrat från ett ställe till ett annat, utan stannat kvar på den plats, dit invandringen skett för mycket länge sedan. Detta är en fråga, som jag även ställt till mig, när det gällt att förklara en egendomlig utbredning eller förekomst hos en växtart.

En utpräglat SV-lig utbredning hos oss har sötvattensformen *H. variegatus* och brakvattensarten *H. obliquus*. Båda ha synbarligen invandrat från S, då de finnas på den närbelägna estländska sidan, *H. variegatus* kanske också från V. Denna utbredning dela de med talrika växtarter, som äro mer eller mindre vanliga på Åland och ha flere eller färre förekomster även i de SV-ligaste delarna av fastlandet. Man behöver blott som exempel framhålla *Primula farinosa, Sesleria coerulea, Sagina maritima, Hypericum hirsutum* och *Geranium sanguineum.*

Lika utpräglat SO-liga äro *H. varius* och *fluviatilis*. Båda höra tydligen till de kontinentala sydliga arter, som nått sin nordgräns i den SO-ligaste delen av vårt naturhistoriska område. Den förstnämnda saknas förövrigt helt och hållet i det övriga Fennoskandia.

Som motsvarigheter till dessa skalbaggar vad deras utbredning beträffar, må t. ex. följande växter anföras: *Glyceria plicata*, *Juncus capitatus*, *Pulsatilla pratensis*, *Rubus suberectus* och *Erythræa centaurium*.

H. interjectus känna vi tillsvidare endast från trakten närmast Viborg. Att vi här ha att göra med en mycket sällsynt art är uppenbart. Sannolikt är den icke endemisk, utan torde finnas inom vissa delar av mellersta Ryssland. Märkligt är, att den är funnen på samma ställe som *Najas tenuissima*, en växtart som beskrivits från Borgå och länge ansetts vara en endemisk art i vårt land, tills den under senare tid påvisats i mellersta Ryssland. Vid Monrepos växer *Lychnis alpina* och *Hieracium viburgense*, den senare en utmärkt art och endast känd från Viborgstrakten. Förekomsten av dessa växtarter låter oss ana, att vi i Viborgstrakten ha gammalt land. Kanske förekomsten av *Haliplus interjectus* inom samma område kan ge stöd åt denna tanke.

H. fulvicollis hör också till de kontinentala sydliga arterna, men till skillnad från de tre senast nämnda arterna har den inom vårt område en bilateral utbredning, en SV-lig, på Åland och i Satakunta, och en SO-lig, i Onega-Karelen. Till SV-Finland har den högst sannolikt kommit från Estland, där den enligt Seidlitz, Fauna baltica, är sällsynt. Bland växter kunna *Polygala vulgare*, *Carex vulpina* och *Oenanthe phellandrium* tjäna som exempel på arter med en i huvudsak liknande utbredning.

En grupp för sig bilda de arter, vilka hos oss äro bundna vid havet eller dess omedelbara närhet: *H. immaculatus*, *flavicollis*, *obliquus* och *confinis* var. *palleus*. Märkligt är det förhållandet, att dessa nu nämnda former längre söderut ingalunda äro beroende av sälta i vattnet, utan i regel, om ej alltid, finnas i sött vatten. Redan i södra Sverige och i Danmark är förhållandet sådant. Bland våra brakvattensväxter ha vi bl. a. i våra båda vanligaste *Zannichellia*-arter och i *Najas marina* goda exempel på, att även bland våra växter finnas sådana, som visa samma egenhet. Bland våra vanliga havsvattenväxter ha vi även några (bl. a. *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton filiformis*, *P. pectinatus* och *P. panormitanus*), som förekomma i enstaka sjöar inne i landet, där de måste betraktas som kvar-

levor från ett mycket tidigt uppträdande här. De invandrade i sött vatten, men trivas under nuvarande förhållanden bäst i det vatten våra havskuster ha att bjuda. Ett motsvarande fall bland *Haliplus*-arterna utgör *H. confinis* med en mörk sötvattensform av hög ålder i landet och en ljus brakvattensform, invandrad långt senare.

Som exempel på en ostlig och nordlig art kan *H. Wehnckei* tjäna. Bland växter, som ha en liknande utbredning må bl. a. *Aconitum*, *Saxifraga cæspitosa*, *Cerastium alpinum* och *Oxytropis sordida* nämnas.

Ett mycket stort antal av våra växter har överhuvudtaget en sydlig utbredning, men förekommer på spridda ställen ända upp till Kuopiotrakten, där dessa arter gå längre norrut än inom Tavastland. En liknande utbredning har *H. Heydeni*.

Långt flera av våra växtarter gå i de inre delarna av landet till Kajanaområdet, längs Bottniska kusten däremot längre mot norr, ända till Uleåborgstrakten, Torneå och stundom ett stycke upp längs Tornedalen. En sådan utbredning har även vår vanligaste *Haliplus*-art, *H. ruficollis*. Utbredningskartan visar huru allmänt förekommande den är inom Kumoälvområdet och inom området för de stora sjöarna i Tavastland och Savolaks.

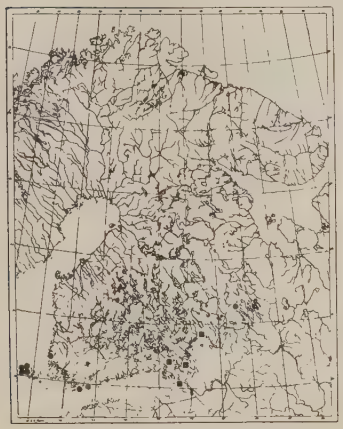
En helt annan bild får man av kartan, som åskådliggör *H. lineolatus*' utbredning. I hela Kumoälv-området och i det stora sjöområdet i Tavastland och Savolaks saknas denna art fullständigt, likaså på Åland. Bland växter, som äro allmänna på fastlandet, men vilka saknas på Åland må bl. a. nämnas *Carex globularis*, *C. tenella*, *Potamogeton lucens*, *Trollius* och *Salix lapponum*. Vi ha också sådana arter bland växterna, vilka ungefär på samma sätt som *H. lineolatus* äro spridda i södra Finland, men saknas inom det stora sjöområdet i Tavastland och Savolaks och i trakterna kring dettas utfartsväg, Kumo älv, för att däremot finnas inom norra Savolaks och ända långt uppe i Lappland. Jag tänker närmast på *Pedicularis sceptrum carolinum* och *Lychnis alpina*.

H. fulvus jämte var. *lapponum* är den mest spridda av alla våra arter, utbredd som den är över hela området, även Åland. Den tyckes saknas eller vara mycket sällsynt inom det område, där *H. lineolatus* icke påträffas. Att vi ha många växtarter som i likhet med

denna art äro spridda över hela vårt naturhistoriska område, behöver ej påpekas.

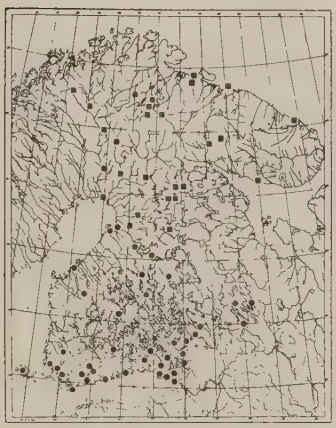
En del av våra *Haliplus*-arter torde ha tillhört redan den tidigaste vattenfaunan i vårt land. Som de älsta arterna skulle jag vilja betrakta *H. Wehnckei*, *confinis* (huvudformen), *fulvus* var. *lapponum* och *lineolatus*. Yngre äro *H. ruficollis* och *Heydeni* och såsom de senaste invandrarna torde man kunna anse de arter vara, som äro bundna vid bräckt vatten. De kunna knappast ha inkommit tidigare än vid *Litorina*-tidens inbrott.

I motsats till vad fallet är i de övriga nordiska länderna har i Sverige icke någon sammanfattande bearbetning av *Haliplus*-arterna företagits. Jag uttalar förhoppningen, att någon av Sveriges entomologer ville till en ingående, på material från landets alla delar grundad behandling upptaga dessa intressanta vattenskalbaggar. Härigenom vunnes en grundlig kännedom om arternas av ett skalbaggssläkte förekomst i Norden, vilken kunde läggas till grund för en utredning av skalbaggarnas utbredningshistoria i Nordeuropa.



■ 1. H. varius • 2. H. obliquus

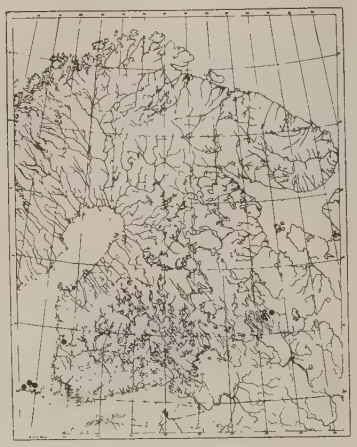
■ 3. H. confinis • v. pallens



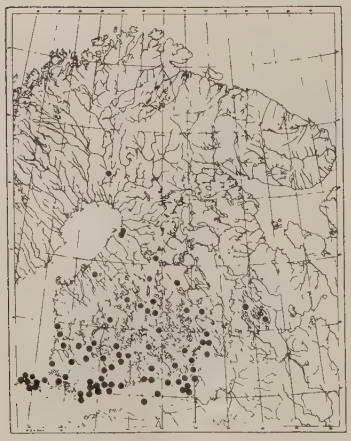
• 4. H. fulvus ■ v. lapponum

5. H. flavicollis

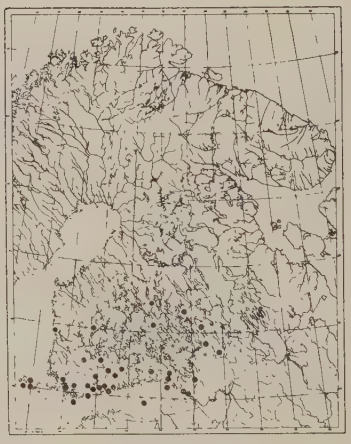
6. H. variegatus



7. H. fulvicollis

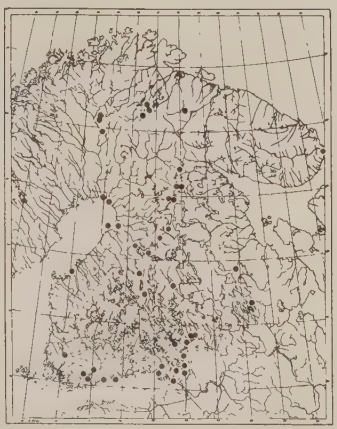


8. H. ruficollis



9. H. Heydeni

10. H. immaculatus



11. H. lineolatus (H. nomax)

12. H. fluviatilis

• 13. H. Wehnckei ▪ 14. H. interjectus

Ein kleiner Beitrag zur Limnologie des Tuusulanjärvi (Tuusulasee).

Von

H. Järnefelt.

In meiner i. J. 1921 erschienenen Arbeit »Über die Fische und ihre Nahrung im Tuusulasee»[1]) wurden auch die allgemeinen limnologischen Verhältnisse des genannten Sees besprochen. Die Darstellung ist aber in gewisser Hinsicht mehr oder minder unvollständig, und zwar besonders hinsichtlich des Gehalts an Sauerstoff (nur eine einzige Beobachtung über den O_2-Gehalt sowohl an der Oberfläche als in der Bodennähe stand zur Verfügung), der Tendipediden-Fauna (keine qualitativen Angaben) und des Planktons (nur eine kurze qualitative Charakterisierung). Demnach ist es angebracht einige, auf später gelegentich gesammeltem Material[2]) fussende, ergänzende Mitteilungen über die oben berührten wichtigen Teilstücke des limnologischen Gesamtbildes zu machen. Zuvor soll kurz die allgemeine Natur des Sees und seiner Umgebung charakterisiert werden.

Unter den losen Ablagerungen herrscht Ton vor, aber auch Moräne und etwas Moor sind vorhanden. Mehrere grosse Landgüter und Dörfer sowie Sommerfrischen liegen in unmittelbarer Nähe des Sees. Das umliegende Gelände ist im grossen und ganzen ziemlich eben

[1]) In Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 52.

[2]) Schon i. J. 1921 lag mir ein ziemlich reichhaltiges quantitatives Material vor, das aber für eine spätere, noch nicht erschienene Abhandlung reserviert wurde. Auch hier muss auf die Veröffentlichung desselben verzichtet werden und ich begnüge mich mit von später entnommenen Wasserschöpferproben gelieferten Ergebnissen.

und niedrig und ferner dank der ausgedehnten angebauten Felder recht offen. Der See ist seicht (grösste Tiefe etwa 10 m, mittlere Tiefe etwa 3 m) und von einer meistenteils sehr dichten und stellenweise sogar eine beträchtliche Breite erreichenden, vorwiegend aus Überwasserpflanzen bestehenden Vegetationszone umsäumt. Der Boden besteht in der Seichte (vorwiegend oberhalb 1 m Tiefe) aus Ton mit dünner Lehmgyttjaschicht, und tiefer aus einer mehr oder minder ton- und lehmführenden Gyttja. Hier und dort kommt ferner etwas Limoniterz vor. Über den Chemismus des Wassers sei hier nur erwähnt, dass der Ca-Gehalt am 5. 4. 1928 an der Oberfläche 7.4 mg/l (am 6. 7. 1921 etwa 1 m unterhalb der Oberfläche 9.3 mg/l) und dicht oberhalb des Bodens 12.9 mg/l und dass die P-Menge am selben Tage entsprechend 0.044 mg/l bzw. 0.122 mg/l betrug. Seinem allgemeinen Typus nach ist der See mixotroph und gleichzeitig argillotroph. Betreffs weiterer Einzelkeiten verweise ich auf die frühere Arbeit.

1. TEMPERATUR UND SAUERSTOFFGEHALT DES WASSERS IM TUUSULANJÄRVI.

Infolge der ziemlich niedrigen und offenen Umgebung ist der See windausgesetzt. Da die Winde ausserdem zur Sommerzeit vorwiegend mehr oder minder in seiner Längsrichtung wehen, ist es natürlich, dass die vertikale Durchmischung des Wassers während der eisfreien Zeit, wie auch die Temperaturbeobachtungen i. J. 1921, 1922 und 1926 zeigen (vgl. Tab. 1 und Fig. 1), in einem so seichten See wie ihn der Tuusulanjärvi darstellt im allgemeinen ziemlich vollständig ist. Gewöhnlich scheint der Unterschied zwischen der Oberflächen- und der Tiefentemperatur nicht grösser als 2° zu sein und ist bisweilen sogar geringer als 1°. Unter diesen Umständen tritt auch keine deutliche termische Sprungschicht auf. Bei Windstille und gleichzeitig steigender Lufttemperatur kann jedoch das Oberflächenwasser mehr oder minder vorübergehend wärmer werden (vgl. die Kurven für 3. 6. 1921 und 3. 7. 1921 in Fig. 1). Die dabei in unmittelbarer Nähe der Oberfläche ausgebildete »Sprungschicht» kann später unter

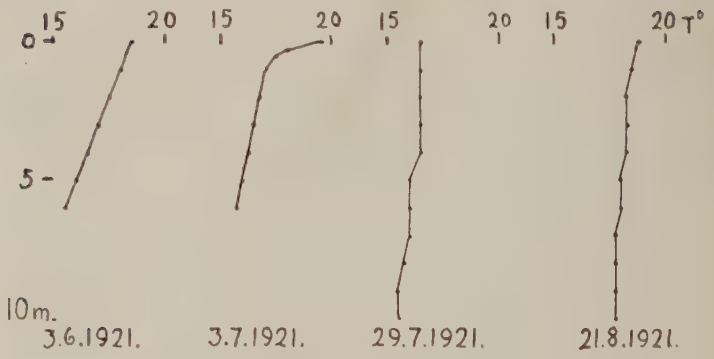


Abb. 1. Temperatur.

günstigen Verhältnissen gegen die Tiefe wandern. Wahrscheinlich ist sie im allgemeinen recht schwach, wie z. B. am 29. 7. 1921 und 21. 8. 1921 (Fig. 1), aber in ungewöhnlich warmen und wenig windigen Sommern, wie offenbar i. J. 1927, kann die termische Stratifikation recht deutlich sein.

TAB. 1. Tuusulanjärvi.
Temperatur.

Tiefe in m	1921		1922	1926		1927			1928
	23. 6.	18. 9.	26. 8.	31. 7.	1. 8.	10. 7.	10. 8.	3. 9.	5. 4.
0	16.5	12.0	17.2	19.9	19.4	24.2	22.4	17.1	0.5
1	—	—	17.0	—	—	—	—	—	
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—	—	—	2.4
4	—	—	—	—	—	—	—	—	2.8
5	—	11.0	17.0	19.4	19.0	16.4	18.0	17.0	3.0
6	—	—	—	—	—	—	—	—	3.3
7	—	—	—	—	—	—	—	—	3.6
8	—	—	—	—	—	—	—	—	3.6
9	16.0[1])	11.5[1])	17.0	18.0	17.7	13.8	13.8	15.9	4.4

[1]) Die fragliche Tiefe war fast 10 m.

Im Hinblick auf die oben dargelegten Verhältnisse könnte nun angenommen werden, dass auch betreffs des O_2-Gehaltes der Unterschied zwischen Oberflächen- und Tiefenwasser zur Sommerzeit gewöhnlich nur geringfügig sei. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern es war im Gegenteil das O_2-Gefälle bei fast allen Untersuchungsgelegenheiten recht merkbar (s. Abb. 2). Inwieweit es zur Ausbildung einer eigentlichen O_2-Sprungschicht gekommen war, muss wegen der zu spärlichen Vertikalproben unentschieden bleiben. Doch scheinen die Beobachtungen wenigstens i. J. 1926 und 1927 auf eine sogar ziemlich scharf ausgeprägte Schichtung hinzuweisen. Wie sich auch die Sache verhalten mag, jedenfalls war also festzustellen, dass die Zehrung sowohl in den mittleren, wie in den tieferen Wasserschichten beträchtlich ist.

Es ist somit ein augenfälliger Wiederspruch vorhanden: termisch ist das Wasser recht gut durchgemischt, jedoch nicht hinsichtlich des Sauerstoffs. Wie ist dieser Umstand nun zu erklären? Am naheliegendsten kann m. E. an folgende Möglichkeiten gedacht werden:

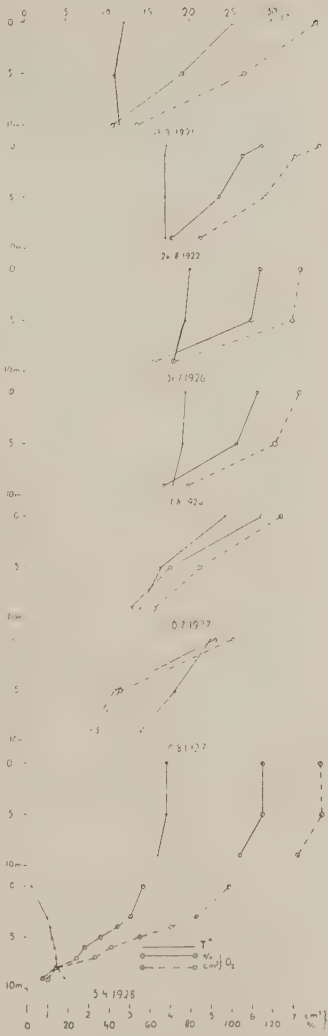


Abb. 2. Temperatur und Sauerstoffgehalt.

TAB. 2. Tuusulanjärvi.

Sauerstoffgehalt.

Datum	Tiefe in m	O_2	O'_2	σ	O_2 %
23. 6. 1921	0	6.44	6.75	—0.31	95.4
	10	2.32	6.82	—4.50	34.0
18. 9. 1921	0	7.57	7.44	+0.13	101.7
	5	5.83	7.60	—1.77	76.7
	10	3.23	7.52	—4.29	42.9
26. 8. 1922	0	7.64	6.65	+0.99	114.9
	1	7.05	6.68	+0.37	105.5
	5	6.30	6.68	—0.38	94.3
	9	4.74	6.68	—1.94	71.0
31. 7. 1926	0	7.18	6.29	+0.89	114.1
	5	6.97	6.35	+0.62	109.8
	9	4.09	6.54	—4.09	62.5
1. 8. 1926	0	7.15	6.35	+0.80	112.6
	5	6.56	6.40	+0.16	102.5
	9	4.42	6.58	—2.16	67.2
10. 7. 1927	0	6.68	5.82	+0.86	114.8
	5	4.73	6.76	—2.03	70.0
	9	3.61	7.15	—3.54	50.5
10. 8. 1927	0	5.53	6.00	—0.47	92.2
	5	2.79	6.54	—3.75	42.7
	9	2.19	7.15	—4.96	30.6
3. 9. 1927	0	7.65	6.67	+0.98	114.7
	5	7.67	6.68	+0.99	114.8
	9	7.09	6.83	+0.26	103.8
5. 4. 1928	0	5.41	9.60	—4.19	56.4
	3	4.63	9.20	—4.57	50.3
	4	4.01	9.12	—5.11	44.0
	5	3.24	9.08	—5.84	35.7
	6	2.54	9.02	—6.48	28.2
	7	2.16	8.96	—6.80	24.1
	8	1.24	8.96	—7.72	13.8
	9	0.88	8.80	—8.00	10.0

1. das Phytoplankton und folglich die Entbindung des Sauerstoffs ist auf die obersten Wasserschichten (sommerliche Sichttiefe meistens unter 1 m) beschränkt;

2. wegen der geringen Ausdehnung der von der Untersuchung betroffenen Vertiefung (s. Abb. 3) ist der Wasseraustausch in der Tiefe, ungeachtet der, wenigstens scheinbaren, grossen vertikalen Durchmischung des Wassers, so klein, dass eine O_2-Schichtung oder jedenfalls ein grosser Unterschied zwischen der Oberfläche und der Tiefe entstehen kann;

3. die Proben sind nach mehr oder weniger langen Perioden von Windstille genommen worden und es hat somit die teils plankton-, teils humusbedingte Zehrung Zeit gehabt die erwähnten grossen Unterschiede in dem O_2-Gehalte zwischen der Oberfläche und der Tiefe zu verursachen;

4. die Zehrung ist so gross, dass, wenn nicht eine besonders windige Periode und somit eine kräftige vertikale Zirkulation vorhanden ist, sich schon in kurzer Zeit ein beträchtliches O_2-Gefälle bildet;

5. wegen der sommerlich herrschenden relativ hohen Temperaturen des Wassers ist die Stabilität gross.

Wie aus der Tabelle 4 ersichtlich ist, wird das im Punkte 1 vorausgesetzte Fehlen des Phytoplanktons in den tieferen Schichten durch die bisherigen Beobachtungen nicht gestützt, sondern teilweise war die Bodennähe sogar reichlich, wenn auch dünner als die Oberfläche, bevölkert. Jedenfalls ist es sehr wahrscheinlich, wenn nicht sicher, dass die Menge des frei werdenden Sauerstoffs gegen die Tiefe hin von Schicht zu Schicht abnimmt und in einiger Entfernung von der Oberfläche nicht mehr die Zehrung bedecken kann. An und für sich reicht aber das oben Gesagte noch nicht aus um die vorliegende Frage zu klären.

Was wiederum den Punkt 2 betrifft, so deuten die Befunde aus den Jahren 1922 und 1926, wo das grösste O_2-Gefälle zwischen 5 m und 9 m festgestellt wurde, zwar auf die dort erwähnte Möglichkeit hin, die Tatsache aber, dass am 18. 9. 1921 und besonders am 10. 7. 1927 und am 10. 8. 1927 eine grosse bzw. die grösste Abnahme schon in der 0—5 m Schicht geschah (s. Abb. 3), steht damit im Widerspruch.

Die im Punkte 3 angeführte Voraussetzung bestand zwar i. J. 1927 und teils auch i. J. 1926, nicht aber in den anderen Jahren, und muss also auch auf diese Erklärungsmöglichkeit verzichtet werden.

Was schliesslich die Punkte 4 und 5 betrifft, so hängen sie eng zusammen: Wenn die Stabilität gross ist, kann sich die Schichtung, obwohl termisch unbedeutend, relativ gut erhalten und nur bei entsprechend kräftigen Winden zerstört werden. Tatsächlich ist ja die sommerliche Wassertemperatur so hoch, dass sie eine solche Stabilität bewirkt, und dass gerade hierdurch, Hand in Hand mit dem beschleunigten Abbau der organischen Stoffe, die besprochenen Verhältnisse erklärt werden könnten. Der Tuusulanjärvi erinnert somit in dieser Hinsicht an die tropischen Gewässer (s. RUTTNER: Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali)[1]).

Zum Schluss seien einige am 1. 8. 1926 gemachte Beobachtungen über den Einfluss der Wellenbewegung auf den Sauerstoffgehalt des Oberflächenwassers angeführt. Am genannten Tage, dem übrigens eine dreitägige Windstille vorhergegangen war, betrug die Windstärke morgens früh etwa 1 Beauf., um gegen Nachmittag auf etwa 5—6 Beauf. zu steigen. Zu bemerken ist ferner, dass die Proben teils aus einem etwa 2 km von der Vertiefung nach Lee hin entfernten Punkt: »offener See», teils aus der Ufernähe etwa 200 m weiter leewärts: »Landungssteg» entnommen sind. Aus der Tabelle 3 sehen wir nun erstens, dass der Sauerstoffgehalt um etwa 10 Uhr merkbar geringer war, als etwa zwei Stunden früher in der Höhe der Vertiefung und zweitens, dass er dann im Laufe des Tages im grossen und ganzen, wenn auch ziemlich wenig, steigt. Da Beobachtungen aus der Strecke »Vertiefung-offener See» fehlen und ausserdem nur die Oberfläche berücksichtigt wurde, kann nicht entschieden werden, ob die relativ niedrige Sauerstoffmenge im »offenen Wasser» um 10.00^h darauf beruht, dass das ursprüngliche Oberflächenwasser den Untersuchungspunkte zu der Zeit schon passiert hatte, oder ob anfänglich

[1]) Archiv für Hydrobiologie 1931. Suppl.-Bd. VIII »Tropische Binnengewässer».

der Oberflächen-Sauerstoffgehalt an den verschiedenen Teilen des Sees verschieden war. Was nun die erste Annahme betrifft, so scheint es unwahrscheinlich, dass in so kurzer Zeit, d. h. in nur anderthalb Stunden, die epilimnische Wassermasse (vgl. Tab. 2 5 m und Tab. 3 einen so langen Weg (etwa 3 km von dem Luvende des Hauptbeckens) zurückgelegt hätte. Dagegen könnte im Falle einer ungleichmässigen horizontalen Verteilung des Sauerstoffs die spätere Zunahme wohl durch die Strömungen erklärt werden. Die niedrigeren Werte an dem »Landungssteg» könnten wieder darauf beruhen, dass er wegen eines damals teilweise schützenden Vorsprunges des Röhricht etwas an der Seite der Hauptströmung liegt. Dass aber die infolge des Wellenschlags gebotene Möglichkeit einer Vergrösserung der Sauerstoffaufnahme an der Oberfläche eine gewisse Rolle gespielt hat, ist wahrscheinlich. So war ja die Sauerstoffmenge im »offenen See» schon um

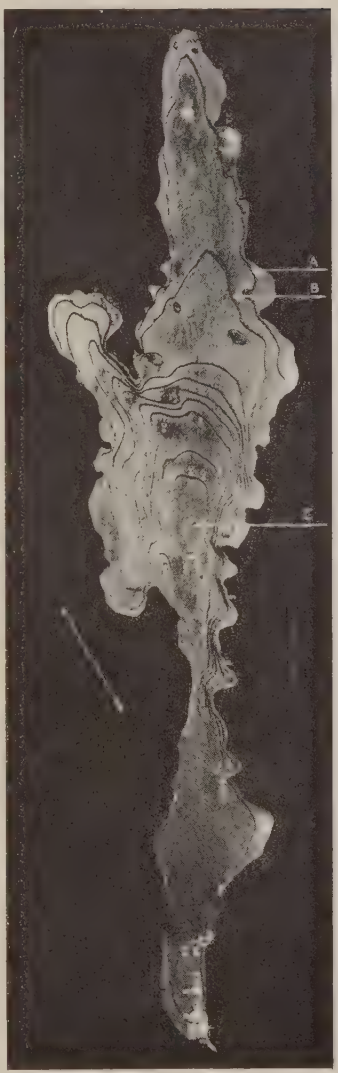


Abb. 3. Tiefenkarte.
Vertikalabstand der Isobathen 1 m. A = »Landungssteg», B = »offener See», C = »Vertiefung».

15.25^h höher als um 8.30^h oberhalb der Vertiefung. Die Windstärke schien jedoch nicht genügend gross gewesen um eine bedeutendere Erhöhung des O_2-Gehaltes zu bewirken.

TAB. 3. Tuusulanjärvi.

Der Sauerstoffgehalt des Oberflächenwassers etwa 2 km nach NE aus der Vertiefung im Laufe des 1. 8. 1926.

Beobachtungsstelle	Uhr	Temperatur	O_2	O'_2	σ	O_2 %
Offener See	10.00	19.5	6.66	6.34	+0.32	105.0
» »	15.25	19.8	7.21	6.30	+0.91	114.4
» »	18.25	19.5	7.25	6.34	+0.91	114.4
Landungssteg	10.30	19.6	6.28	6.33	—0.05	99.2
»	13.30	19.9	6.55	6.29	+0.26	104.1
»	14.30	19.8	6.45	6.30	+0.15	102.4
»	15.30	19.6	6.78	6.33	+0.45	107.1
»	16.30	19.4	6.56	6.35	+0.21	103.3
»	17.30	19.4	6.48	6.35	+0.13	102.0
»	18.30	19.2	6.55	6.38	+0.17	102.7

2. PLANKTON IM TUUSULANJÄRVI.

Während das Wasser noch i. J. 1921 nur vegetationsgetrübt war, konnte i. J. 1926 schon von einer echten Vegetationsfärbung gesprochen werden und diese Plantoneutrophie hat später noch zugenommen. Hiermit stehen zwar die Angaben über die Algenmenge am 29. 6. 1921, am 5. 7. 1921 und am 25. 8. 1921 mit 300, bzw. 1400 und 3000 Algen per 1 cm_3 (JÄRNEFELT l. c.) gegen etwa 200 Algen per cm_3 um die Wende Juli—August i. J. 1926 und etwa 325 am 23. 8. 1932 im Widerspruch. Es ist aber zu beachten, dass erstens i. J. 1921 die einzelnen *Asterionella-* und *Melosira*-Zellen gezählt wurden (im anderen Falle, also bei Berücksichtigung nur der Sterne bzw. der Fäden, wäre z. B. am 29. 6. 1921 die Algenmenge etwa 165 per cm_3 gewesen), und dass es sich zweitens sowohl am 5. 7. 1921 als beson-

TAB. 4. Tuusulanjärvi.

Plankton per 100 cm³ (die Zahlen in den 5 ersten Kolumnen beziehen sich auf Mittelwerte aus 4 Kolkwitz-Kammern von je 1 cm³, in der letzten ist wieder die Summe 2:er 50 cm³-Utermöhl-Kammer; ? bedeutet, dass die Art wahrscheinlich übergesehen wurde).

	29. 6. 1721	31. 7. 1926		1. 8. 1926		23. 8. 1932
	0 m	0 m	9 m	0 m	9 m	0 m
Anabaena flos aquae	200	3600	1625	4300	1375	2620
» » » v. Treleasi	+	1800	1425	1700	1250	1480
» macrospora	50	525	2800	125	3200	165
» spiroides	0	275	150	200	175	183
Aphanizomenon flos aquae-Fäden	25	200	25	175	+	1360
Aphanocapsa elachista	?	?	?	?	?	107
Aphanothece clathrata	75	25	0	+	+	53
Chroococcus limneticus	25	+	0	50	0	185
Coelosphaerium minutissimum	?	?	?	?	?	+
» Naegelianum	125	250	0	275	0	730
Gomphosphaeria lacustris	150	1425	850	1575	450	2900
Lyngbya limnetica	200?	425?	400?	500?	400?	1820
» mucicola	?	?	?	?	?	16
Microcystis aeruginosa	1775	75	25	125	+	518
» pulverea v. incerta	350	25	0	+	0	325
Oscillatoria Agardhii	25	50	+	100	+	250
Ankistrodesmus falcatus	?	?	?	?	?	835
» davon v. mirabile	?	?	?	?	?	245
» longissimus	?	175	+	200	0	40
» setigerus	?	?	?	?	?	175
Characium limneticum	?	?	?	?	?	255
Coelastrum cambricum	0	125	+	200	0	73
» microporum	0	+	0	+	0	0
Crucigenia cuneiformis	?	?	?	?	?	48
» rectangularis	25	+	0	25	0	60
» tetrapedia	0	225	0	200	50	657
Dictyosphaerium pulchellum	0	175	25	225	0	117
Gloeococcus Schroeteri	1975	875	125	800	150	255
Gloeocystopsis limneticus	?	50	1625	200	625	61
Kirchneriella elongata	?	?	?	?	?	35

	29. 6. 1921	31. 7. 1926		1. 8. 1926		23. 8. 1932
	0 m	0 m	9 m	0 m	9 m	0 m
Oocystis sp.	25	150	0	50	+	250
Pediastrum biradiatum	0	25	0	+	0	9
» Boryanum	0	75	25	50	25	96
» duplex	0	25	0	50	+	11
» » v. gracillimum	25	150	25	175	100	144
» tetras	125	200	175	250	125	660
Scenedesmus arcuatus	?	?	?	?	?	133
» denticulatus	?	?	?	?	?	222
» quadricauda	?	?	?	?	?	170
Selenastrum gracile	25	200	125	250	50	280
Zygnemales	0	0	75	0	400	0
Arthrodesmus convergens	200	25	25	75	+	+
Closterium acerosum	0	0	0	0	+	0
» acutum v. variabile	?	225	0	300	0	145
» gracile	0	0	0	25	0	26
» Jenneri v. robustum	0	0	0	0	0	110
» moniliferum	0	0	0	0	0	+
» venus	0	25	0	+	0	4
Cosmarium abbreviatum	0	0	0	0	0	42
» capitulum ?	0	0	0	0	0	46
» formosulum	0	0	0	0	0	59
» ocellatum	0	0	0	0	0	+
Desmidium Baileyi	0	+	0	+	0	+
Hyalotheca mucosa	0	0	0	+	0	5
Pleurotaenium Ehrenbergii	0	+	0	+	0	2
Sphaerozosma granulatum;	0	0	0	+	0	0
Spondylosium planum	0	25	0	+	+	3
Staurastrum crenulatum v. continentale	0	0	0	0	0	1
Staurastrum dejectum ad apiculatum	0	0	0	0	0	6
» erosum	0	0	0	0	0	1
» longispinum v. bidentatum	0	0	0	0	0	1
» quadricornutum	0	0	0	0	0	110
» Sebaldi v. ornatum	0	0	0	0	0	7

	29. 6. 1921	31. 7. 1926		1. 8. 1926		23. 8. 1912
	0 m	0 m	9 m	0 m	9 m	0 m
Xanthidium antilopaeum v. dimazum	0	25	+	0	+	2
Dinobryon stipitatum	50	0	0	0	0	1
Eudorina elegans	975	1225	750	1300	625	2360
Euglena acus	0	0	0	0	0	3
» sp.	50	150	+	225	0	1243
Flagellata cetera	450	1925	1725	2050	1675	2730
Mallomonas acaroides	225	100	525	50	875	310
» caudata	375	25	150	75	100	45
Synura uvella	125	0	0	0	0	13
Trachelomonas oblonga	425	300	75	250	50	148
» volvocina	875	1225	250	1150	200	2250
Ceratium hirundinella	0	125	50	25	175	66
Peridinium munusculum?	1425	250	50	150	75	180
Asterionella formosa	125	250	375	300	175	14
Attheya Zachariasi	200	650	50	575	100	750
Cyclotella spp.	4350	400	500	775	150	2220
Diatomaceae cetera	400	1325	675	1175	875	1950
Melosira spp.	950	225	200	400	150	1250
Ciliata cetera	300	425	675	550	475	690
Codonella lacustris	0	25	0	+	0	63
Difflugia limnetica	0	0	0	0	0	18
Laboea sp.	0	0	0	0	0	10
Colurella sp.	0	+	0	0	0	0
Diurella Rousseleti	0	25	0	50	0	59
Notholca longispina	0	+	0	0	0	1
Polyarthra platyptera	75	50	0	100	0	5
Rattulus sp.	0	0	100	50	25	0
Diaptomus gracilis	0	0	0	0	0	1
Nauplius	0	0	0	0	0	10

ders am 25. 8. 1921 um eine ausgeprägte Neustonbildung handelte. Die weiter gegangene Eutrophierung hat besonders die Cyanophyceen und Flagellaten beeinflusst (s. Tab. 4) und auch die kräftigere Färbung des Wassers hängt in erster Linie gerade mit der ausgesprochenen Zunahme der erstgenannten im Zusammenhang. Die grösste Rolle unter den Blaualgen spielt *Anabaena*, aber auch sind zu erwähnen *Gomphosphaeria lacustris* und ferner mehr oder minder zeitweise *Microcystis aeruginosa* (kommt unter Umständen auch als Typus *M. flos aquae* vor), *Lyngbya limnetica* und *Aphanizomenon flos aquae* (die beiden letztgenannten haben anscheinend erst nach dem Jahre 1926 eine zusagende Umwelt gefunden).

Einen merkbar geringeren Anteil scheinen die Chlorophyceen zu haben. Inwieweit sie i. J. 1932 wirklich viel häufiger als früher waren, kann nicht mit Sicherkeit entschieden werden, denn solche kleinen Formen, wie die *Scenedesmus*- und die kleinsten *Ankistrodismus*-Arten wurden in den früheren Jahren höchstwahrscheinlich übersehen (die Utermöhl-Methode kam erst i. J. 1932 zur Anwendung). Auch die Grünalgen spiegeln den höheren Eutrophiegrad wieder, gehören doch u. a. *Crucigenia tetrapedia* und *Pediastrum tetras* zu den dominierenden Formen (zu beachten ferner die relative Häufigkeit von *Pediastrum duplex* v. *gracillimum*).

In dieselbe Richtung weist ebenfalls das ziemlich zahlreiche Auftreten von *Eudorina elegans* und *Euglena* sp. Dagegen scheint *Ceratium hirundinella* die herrschenden Verhältnisse nicht besonders zu lieben.

Betreffs der Diatomaceen begnüge ich mich hier nur anzuführen, dass *Melosira*, wenigstens im Spätherbst, derart wuchert (u. a. am 22. 10. 1932 etwa 219700 Fäden per 100 cm_3), dass sie eine fast monotone und das Wasser kräftig gelbbraun färbende Formation bildet.

BODENFAUNA IM TUUSULANJÄRVI.

Direkt vergleichbar mit den früheren Besiedelungswerten sind die hier angeführten nicht, denn i. J. 1921 wurde die Vertiefung quantitativ nicht untersucht, doch scheint es als ob die Oligochaeten

und die Tendipediden-Larven damals spärlicher vorkamen. Es wurden nähmlich auf Gyttja mittlererweile 24 Oligochaeten und ebensoviele Tendipediden-Larven gegen etwa 96 bzw. 66 i. J. 1926—27 per 1 m_2 erbeutet. Unter den letztgenannten erwiesen sich wie erwartet die Chironomus-Larven (Typus *salinarius* und Gruppe *Plumosus*) als in der Tiefe dominierend.

Nebenbei sei erwähnt, dass am 18.8. 1927 auf den Blutkiemen der *Plumosus*-Larven *Lyngbya brevissima* v. *caespitosa* eine ziemlich häufige Erscheinung war.

TAB. 5. Tuusulanjärvi.

Bodenfauna per 1 m² (10 Birgegreiferproben per Station).

Datum	Tiefe in m	Oligochaeta	Sayomyia	Tanypus	Cryptochironomus	Culicoides	Chironomus		Zusammen
							salinarius-T	Plumosus-Gr.	
1.8.1926	9.0	126	9	—	—	—	10	41	180
10.7.1927	5.5	63	—	32	—	22	63	—	180
»	9.0	85	27	—	45	27	18	—	202
10.8.1927	9.0	96	—	—	—	—	18	9	123
18.8.1927	9.0	108	—	—	—	—	—	45	153

SCHLUSSBEMERKUNG.

Die schon früher (JÄRNEFELT l. c.) erhaltene Auffassung, dass der Tuusulanjärvi eutroph ist, hat sich durchaus bestätigt. Ferner hat sich herausgestellt, dass die Eutrophie stärker geworden ist und die früher den Sommer hindurch wahrnehmbare, durch Humusfärbung indizierte, Mixotrophie wird nunmehr im Hochsommer vollständig bedeckt. Unter diesen Umständen verdient es bemerkt zu werden, dass die Volksdichte der Bodentiere eine für eutrophe Seen eigene Höhe bei weitem nicht erreicht. Dieser Umstand dürfte m. E. teils durch die ausgeprägte Argillotrophie des Sees, teils aber auch durch den Fischfrass (eine Friedfischüberbevölkerung ist vorhanden!) seine Erklärung finden.

Ökologische Studien über die Coleopteren- und Hemipterenfauna im Meere in der Pojo-Wiek und im Schärenarchipel von Ekenäs in Südfinnland.

(Aus der Zoologischen Station Tvärminne)

Von

HÅKAN LINDBERG.

Mit einer Karte und 2 Tabellen.

INHALT.

Seite

Kap. 1. Einleitung 517
2. Das Untersuchungsgebiet und seine zonale Einteilung 520
3. Methodisches 521
4. Die ökologischen Faktoren:
a) Der Salzgehalt 523
b) Die übrigen Faktoren 525
5. Die Verteilung der Käfer und Wanzen auf die verschiedenen Zonen 526
6. Funde von Käfern und Wanzen in Meereszuflüssen, die wenigstens zeitweise Salzwasser haben, sowie in salzhaltigen Wasseransammlungen am Meeresstrande 545
7. Ökologische Artengruppen unter den Käfern und Wanzen des Untersuchungsgebietes 546
8. Verzeichnis der in der Pojo-Wiek und im Schärenarchipel von Ekenäs im Meere gefundenen Käfer und Wanzen 550
9. Literatur 568

Karte des Untersuchungsgebietes.

KAP. 1. EINLEITUNG.

Die meisten Insekten sind bekanntlich Süsswasserbewohner. Weit von den Küsten entfernt auf offenem Meere leben nur Arten der Wasserläuferfamilie *Halobatidae*. An den inneren Meeresbuchten, an Binnenmeeren u. dgl., wo die Einwirkung der Meeresströmungen und des Wellenganges sich weniger geltend macht, wo der Salzgehalt geringer ist und die Vegetation aus Grünalgen und Phanerogamen besteht, kommen regelmässig Insekten vor. Doch ist die Anzahl der Insekten im Meere immer geringer als in dem benachbarten Süsswasser, da der Salzgehalt für viele Insekten ein direktes Lebenshindernis bildet. Andererseits haben mehrere Beobachtungen gezeigt, dass gewisse Insekten in stark konzentriertem Salzwasser leben können. In Binnenlandsalinen hat man einige Arten in Wasser mit 100 und mehr $^0/_{00}$ Salzgehalt angetroffen. So fand Schmidt (1913) die Käfer *Ochtebius marinus* und *Enochrus bicolor* Fabr. in Wasser mit 104,637 $^0/_{00}$ Salzgehalt. Hase stellte (1926) *Ochtebius quadricollis* Muls. auf den Balearen in einer Wasseransammlung am Meere mit 270 $^0/_{00}$ Salzgehalt fest. In einer Salzwasseransammlung am Suezkanal, wo der Salzgehalt bis zu 39 $^0/_{00}$ betrug, fand Thorpe (1922) u. a. eine Poduride, *Pseudachorutides clysmae* Jacks., eine Ephemeride, *Cloëon* sp., die Wasserwanzen *Diplonychus urinator* Duf. und *Micronecta plicata* Costa sowie Larven von Agrioniden und Aeschniden In 200 $^0/_{00}$ Salzwasser kommen noch Larven der Fliegengattung *Ephydra* zur Entwickelung (Thienemann und Schmidt, 1913). Untersuchungen der Binnenlandsalinen in Deutschland und Frankreich haben gezeigt, dass einige Insekten, besonders Käfer regelmässig in Wasser mit ca. 30 $^0/_{00}$ Salz und noch stärkerer Konzentration vorkommen, also in Wasser mit etwa demselben Salzgehalt, wie ihn die Weltmeere aufweisen. Plateaus Versuche (1870) haben erwiesen, dass schwächer chitinisierte Insekten im allgemeinen nach wenigen Stunden im Meereswasser (etwas über 30 $^0/_{00}$ Salzgehalt) sterben. Florentin fand (1899), dass je stärker chitinisiert ein Wasserkäfer ist, er desto länger in Meereswasser lebt: *Macrodytes marginalis* lebte bei einem Versuche unbegrenzte Zeit, *Colymbetes fuscus* starb dagegen nach 7 Tagen.

Der Salzgehalt des Baltischen Meeres, d. h. der Ostsee mit ihren Buchten, wechselt von 1—2 ‰ bis ca. 20 ‰; er steigt allmählich von den inneren Teilen der Buchten nach dem Grenzgebiet zwischen dem Kattegatt und Öresund bzw. der Beltsee. An der Grenze des Baltischen Meeres ist der Salzgehalt an der Oberfläche (Schultz, nach Välikangas, 1933) 20 ‰ im Februar, 15 ‰ im August. Die Isohaline für 8 ‰ verläuft zwischen Südschweden und der Insel Rügen. Der recht geringe Salzgehalt im grössten Teil des Baltischen Meeres ermöglicht so eine verhältnismässig reiche Entwickelung der Insektenfauna. Es liegen auch Angaben über Funde von Insekten im Meere an den Küsten des Baltischen Meeres vor, so z. B. von den Flussmündungen und Haffen N-Deutschlands, von der Dänischen Küste sowie von dem Schärenarchipel Mittelschwedens und S-Finnlands. Stammer hat (1928) z. B. die Insektenfauna der Ryckmündung bei Greifswald untersucht, Szidat gibt (1926) Aufschlüsse über die Insekten des Kurischen Haffs. Ähnliche Untersuchungen im Grenzgebiete zwischen der Ost- und Nordsee sind von Ussing und Henriksen ausgeführt worden. Jener hat (1918) die Fauna im Randers-Fjord behandelt, dieser macht (1934) ausführliche Angaben über die Insektenfauna im Ringköbing-Fjord. Für die Insektenfauna des Meeres an der Ostküste Schwedens liegen nur wenige Angaben vor; einige Käferfunde sind von Falkenström (1922, 1926), Hemipterenfunde von Lundblad (1915, 1923) veröffentlicht worden. Von den Schärenküsten Finnlands liegen dagegen recht viele Angaben vor. Levander hat (1901) Funde von Insekten im Meere bei Esbo-Lövö (S-Finnland) zusammengestellt und auch später über einige Funde von diesen Tieren im Meere berichtet (1900, 1921, 1926). In seinen Tabellen über das Vorkommen der Wasserkäfer auf verschiedenen Standorten hat Metsävainio (1922) nach der Literatur und nach mündlichen Mitteilungen auch Meeresfunde aufgenommen. Die Trichopterenfauna des Finnischen Meerbusens ist von Siltala (1906) studiert worden, der feststellte, dass die Anzahl der Arten im inneren Teil des Meerbusens, wo der Salzgehalt geringer ist, kleiner ist als in den äusseren Teilen desselben. Ferner nennt Hellén (1928) einige Käferfunde vom Meere bei Terijoki im innersten Teil des Finnischen Meerbusens; nach seiner Auffassung waren diese Insekten nach einem

stärkeren Regen von Bächen ins Meere gespült worden. In faunistischen Zusammenstellungen für Åland (1921, 1924, 1925) und von den Rågöar an der N-Küste Estlands (1934) habe ich Mitteilungen über Funde von Käfern und Wanzen im Meere gemacht.

In der Serie »Die Tierwelt der Nord- und Ostsee» hat v. LENGERKEN (1929) die halophilen und halobionten Käfer behandelt, hauptsächlich jedoch nur die auf den Ufern auftretenden Landformen berücksichtigt. Selbst habe ich (1931) ergänzende Mitteilungen über die Küstenkäfer Finnlands veröffentlicht. In der obengenannten Serie sind die *Diptera Brachycera* von KARL (1930) und die *Diptera Nematocera* von HENNING (1933) behandelt worden. Ich habe jüngst (1936) in dieser Serie eine Zusammenstellung der im Meere in der Nord- und Ostsee angetroffenen Hemipteren gegeben.

Die bisher vorliegenden zerstreuten Angaben über Insekten des Baltischen Meeres geben in der Tat ein sehr unvollständiges Bild von der Meeresinsektenfauna des genannten Gebietes. Bei der Erforschung der Tierwelt dieses Brackwassergebietes scheinen die Insekten im Vergleich mit anderen Tiergruppen sehr vernachlässigt zu sein. Und doch spielen diese in der Zusammensetzung der Fauna der Meeresbuchten und der Küstengebiete eine bedeutende Rolle. Neben den Chironomiden-Larven bilden sicherlich die Larven einiger Wasserkäfer, z. B. der *Laccobius*-Arten, die stellenweise in sehr grosser Menge in den Algenbeständen vorkommen, wie auch die zahlreich auftretenden Corixiden, einen wichtigen Teil der Nahrung der Fische. Aus verschiedenen Gründen wäre es also erwünscht dem Studium des Vorkommens und der Verbreitung der Meeresinsekten grössere Aufmerksamkeit zu widmen.

Um zu dieser besseren Kenntnis der Insekten des Baltischen Meeres beizutragen habe ich in den letzten Jahren einige Untersuchungen der Käfer- und Wanzenfauna in der Pojo-Wiek und im Meere im Schärenarchipel in S-Finnland vorgenommen.

KAP. 2. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET UND SEINE ZONALE EINTEILUNG.

Mein Untersuchungsgebiet erstreckt sich von dem innersten Teil der Pojo-Wiek längs der E- und S-Seite der Landspitze Hangö udd im südwestlichen Teil der Provinz Nyland in Süd-Finnland (siehe Karte S. 572). Es umfasst also die ganze beinahe 15 km lange Pojo-Wiek, die Gegend um die Stadt Ekenäs, den westlichen Teil des sog. Schärenarchipels von Ekenäs u. a. mit den Inseln Odensö, Hermansö, Hästö-Busö und Tvärminne ö sowie einen Teil der Südseite der Landspitze Hangö udd. Die am westlichsten gelegene untersuchte Stelle ist Gloskär 5 km östl. der Stadt Hangö. Für die Hydrographie der Pojo-Wiek verweise ich auf die Zusammenstellung von WITTING (1914). Der Schärenarchipel, der sich südlich der Stadt Ekenäs ausbreitet, ist von HÄYRÉN (1900 u. 1934) in 4 Zonen eingeteilt worden: die Küstenzone, die innere und äussere Schärenzone und die Meereszone.

Die Küstenzone umfasst die grössten Inseln und einen schmalen Streifen des Festlandes. In dieser Zone sind felsige und Geröllufer selten und das Wasser ist immer seicht; Wiesenufer sind am häufigsten. Die Gewässer sind eng, das Wasser trüb. In der inneren Schärenzone sind die Inseln noch ziemlich gross, die Gewässer eng, die Ufer meist noch Wiesenufer. Sand- und Geröllufer treten auch auf, Felsenufer sind dagegen weniger häufig. In der äusseren Schärenzone sind die Ufer felsig und steil oder — weniger häufig — niedrige Sandufer. Wiesenufer kommen wenig und nur in den inneren Buchten vor. Die Gewässer sind tief und ausgedehnt, oft still. In der Meereszone sind die Inseln klein und bestehen grösstenteils aus Felsen. Die Gewässer sind gross und tief und das Wasser fast stets in Bewegung, die Ufer fast ausnahmslos steil und tief. *Phragmites*- und *Scirpus*-Bestände fehlen.

Da die verschiedenen Zonen also in der Morphologie der Ufer, deren Art für die Verteilung der Meeresinsekten von grosser Bedeutung ist, zum Ausdruck kommen, habe ich beim Studium der regionalen Verteilung der genannten Insekten in der Hauptsache die Zoneneinteilung von HÄYRÉN verwendet.

Die Pojo-Wiek habe ich in 2 Zonen, eine innere und eine äussere eingeteilt. Jede Zone umfasst etwa die Hälfte der Wiek, ist also ca. 7,5 km breit. Die Küstenzone erstreckt sich von der Mündung der Pojo-Wiek bis zum Sunde zwischen den Inseln Gullö und Odensö bei Vitsand; sie ist etwa 5 km breit. Die innere Schärenzone ist 7 km breit. Dagegen ist die äussere Zone im Schärenarchipel schmäler, 4 km. Ausserhalb dieser Zone liegt die äusserste Zone, die Meereszone, die sich bis zu den äussersten Felseninseln im Meere erstreckt. Zwischen den äusseren Schärenarchipel und die Meereszone habe ich eine besondere Zone eingeschaltet, die das flache offene Ufer der Südseite von Hangö udd umfasst. Diese Zone ist schmal, ich nenne sie die äussere Küstenzone. Bezüglich des Salzgehaltes ist die letztgenannte Zone der äusseren Schärenzone ähnlich, die Morphologie der Ufer ist aber eine ganz andere. Ich unterscheide also in meinem Untersuchungsgebiete folgende aufeinander folgende Zonen:

1. Innere Zone der Pojo-Wiek
2. Äussere Zone der Pojo-Wiek
3. Küstenzone
4. Innere Schärenzone
5. Äussere Schärenzone
6. Äussere Küstenzone
7. Meereszone.

KAP. 3. METHODISCHES.

Um zu ermitteln, welche Käfer- und Wanzen-Arten in den verschiedenen Zonen und auf verschiedenartigen Standorten derselben auftreten, wählte ich im ganzen 31 Untersuchungsstellen (vgl. die Karte S. 572) aus, die allerdings nicht gleichmässig auf die verschiedenen Zonen verteilt waren; ein verhältnismässig grosser Teil derselben liegt in der äusseren Schärenzone, wo sich der Ausgangspunkt für meine Exkursionen, die Zoologische Station Tvärminne, befindet; im äusseren Teil der Pojo-Wiek habe ich nur eine einzige Stelle untersucht. Auf einigen Untersuchungsstellen habe ich mehrmals Einsammlungen vorgenommen, auf anderen nur einmal.

Um die Einwirkung der verschiedenen ökologischen Faktoren auf das Vorkommen der Insekten-Arten auf verschiedenen Standorten klarzulegen, habe ich bei der Beschreibung dieser Standorte den

Salzgehalt, die allgemeine Beschaffenheit der Ufer und des Meeresbodens sowie die Ufer- und Wasservegetation besonders beachtet. Die Proben zur Bestimmung des Salzgehaltes wurden aus seichtem Wasser ganz dicht am Ufer genommen. Die Salzgehaltsbestimmungen wurden von dem Meeresforschungsinstitut in Helsingfors ausgeführt. Dr. E. Häyrén und Herr Stud. Hans Luther haben gütigst die von mir an den verschiedenen Untersuchungsstellen genommenen Algenproben bestimmt. Für wertvolle Ratschläge bei der Beschreibung der Phanerogamenvegetation bin ich meinem Freund, Mag. phil. Bror Pettersson zu Dank verpflichtet.

Eine Einsammlungsmethode, durch die sich mit gewünschter Genauigkeit die Frequenz der Wasserinsekten pro Flächeneinheit quantitativ bestimmen liesse, also eine Methode, die die Forderungen einer produktionsbiologischen Untersuchung erfüllte, kenne ich nicht. Die bisher verwendeten sog. quantitativen Einsammlungsmethoden mit allen ihren Fehlerquellen geben ebensowenig wie beim Studium der Landformen befriedigende Resultate. In seiner Kritik der quantitativen Einsammlungsmethoden scheint Brundin (1934, S. 31—34) das Richtige getroffen zu haben. Will man aber die relative Abundanz der Arten auf einem Standort angeben, dürften sorgfältige, am besten auf verschiedene Weise vorgenommene Einsammlungen mit Notierung aller angetroffenen Exemplare genügen. Bei meinen ökologischen Studien der Wasserinsekten des Meeres erschien mir diese Methode am zweckmässigsten. Gewissermassen gibt natürlich diese Methode immer Bescheid bezüglich der Frequenz der Insekten auf verschiedenen Standorten.

Die Einsammlungen wurden mit Hilfe eines Wassernetzes von dem gewöhnlich von den Entomologen angewendeten Typ vorgenommen. Die meist schwerbestimmbaren Käferlarven wurden in der Regel nicht notiert. Die auf Grund der Einsammlungsergebnisse hergestellten Verzeichnisse der Arten auf den verschiedenen Standorten bilden das Material, aus dem ich meine Schlussfolgerungen betreffend die Verbreitung der Arten innerhalb des Untersuchungsgebietes gezogen habe. Das Material ist natürlich nicht ganz vollständig; wie erwähnt sind z. B. die Zonen nicht gleichmässig vertreten. Im Untersuchungsgebiet kommen sicher mehr Arten vor als in dieser Arbeit

behandelt werden und einzelne Arten haben natürlich in demselben eine weitere Verbreitung als sich auf Grund meines Materiales ergibt. Doch dürften die charakteristischen Züge in der Käfer- und Wanzenfauna des Meeres sowie in dem Artenbestand der verschiedenen Zonen durch die vorliegende Arbeit festgestellt worden sein. Bei der Bestimmung der Wasserkäfer war mir mein Vater, Dr. HARALD LINDBERG behilflich, wofür ich ihm hier meinen herzlichen Dank ausspreche.

KAP. 4. DIE ÖKOLOGISCHEN FAKTOREN.

a) Der Salzgehalt.

Von den ökologischen Faktoren, deren Zusammenwirken die Verbreitung einer Art bedingt, habe ich in meiner Untersuchung dem Salzgehalt des Meereswassers besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Seine Bedeutung für die regionale Verteilung der Insekten-Arten ist ohne Zweifel sehr gross und zwar wirkt der Salzgehalt in erster Linie als ausschaltender Faktor. Wie oben (S. 517) erwähnt wurde, ist die Anzahl der Arten, die in Wasser mit höherem Salzgehalt auftreten, viel geringer als die der Arten, die in weniger salzigem Wasser vorkommen. Bei der in dieser Arbeit vorgenommenen Verteilung der Arten auf ökologische Gruppen ist nun gerade ihr Verhalten zum Salzgehalt des Meereswassers als Einteilungsgrund gewählt worden.

In den innersten Teil der Pojo-Wiek münden die Flüsschen Svartå und Fiskars å; das erstere kommt aus dem Lojo-See. Die übrigen Zuflüsse zur Pojo-Wiek sind unbedeutend. Da die Mündung der Wiek schmal und seicht ist, ist der Zufluss von salzigem Wasser nur gering, so dass der Salzgehalt in der Wiek sehr schwach ist und nach dem Innern zu immer mehr abnimmt. Auch die Gewässer in der Küstenzone in der Nähe der Stadt Ekenäs weisen einen recht geringen Salzgehalt auf; sie erhalten ihr Wasser hauptsächlich von der Pojo-Wiek und sind mit den äusseren Schärengewässern nur mittels schmaler Sunde verbunden. Die innere Schärenzone weist schon einen bedeutend höheren Salzgehalt auf; durch breite Sunde und offene Fjärde steht sie mit der äusseren Schärenzone und mit der Meeres-

zone in Verbindung. Der Zufluss von Süsswasser durch Bäche und Flüsschen in die Schärenzone ist sehr unbedeutend; an der Küste von Hangö udd münden einige Bäche, die aus Mooren im Innern der Landspitze Hangö udd kommen. Auf einigen Inseln im Schärenarchipel liegen einige Weiher, die durch Abschnürung von seichten Meeresbuchten entstanden sind und heute durch schmale Bäche in Verbindung mit dem Meere stehen. Durch diese sog. Gloen dringt bei höherem Wasserstand Salzwasser vom Meere ein. Eine Anzahl mit dem Meere in Verbindung stehender Gloen und Zuflüsse habe ich auf ihre Käfer- und Wanzenfauna hin untersucht (Kap. 6).

Im allgemeinen nimmt somit der Salzgehalt von dem innersten Teil des Untersuchungsgebietes bis zur äussersten Zone allmählich zu. Die Zoneneinteilung des Gebietes, die auf den allgemeinen topographischen Verhältnissen fusst, kommt also auch in dem verschiedenen Salzgehalt in den einzelnen Zonen zum Ausdruck. An Ufern, an welchen Bäche münden, ist naturgemäss der Salzgehalt geringer als an den Ufern ohne solche Zuflüsse. Die äusserste Untersuchungsstelle in der inneren Schärenzone, Syndalen, weist wegen des Vorkommens von Quellen am Ufer einen geringeren Salzgehalt als andere Stellen innerhalb derselben Zone auf. Bei Henriksberg in der äusseren Küstenzone ist der Salzgehalt infolge von Zuflüssen verhältnismässig gering.

Nach Bestimmungen von Wasserproben bei irgendeiner Einsammlung wiesen die Untersuchungsstellen folgende Konzentration des Salzgehaltes (in $^0/_{00}$ ausgedrückt) auf. Es sei daran erinnert, dass der Salzgehalt auf irgendeiner Stelle nicht ganz konstant ist, sondern in verschiedenen Jahren und Jahreszeiten wechselt.

1. Zone. Innerer Teil der Pojo-Wiek
   1. Skuru 0,14
   2. Odnäs 0,37
   3. Pojo 0,30
   4. Spakanäs 0,64

2. Zone. Äusserer Teil der Pojo-Wiek
   5. Baggby 0,82

3. Zone. Küstenzone
   6. Västerby 1,80
   7. Hagen 2,02
   8. Leksvall 2,07
   9. Gullö 2,48
   10. Källvik 3,57

4. Zone. Innere Schärenarchipelzone
   11. Odensö 4,68

12. W-Nothamn 5,01
13. E-Nothamn 4,92
14. Sommarö 5,37
15. Lappvik 5,41
16. Syndalen 3,08

5. Zone. Äussere Schärenarchipelzone
17. W-Byviken 5,32
18. E-Byviken 5,41
19. Bysundet 5,50
20. Bönholmen 5,59
21. Krogarvik 5,54
22. Jofskär 5,60
23. Klobbvillan 5,97
24. Kallvassa 5,95
25. Hästö-Busö 5,28

6. Zone. Äussere Küstenzone
26. Dorf Tvärminne 5,54
27. Henriksberg 4,47
28. Täcktom 6,08
29. Gloskär 5,48

7. Zone. Meereszone
30. Storlandet 6,71
31. Långskär ....> 6

b) Die übrigen ökologischen Faktoren.

Auch in bezug auf die übrigen ökologischen Faktoren unterscheiden sich die verschiedenen Zonen voneinander. Während lehmige, vegetationsreiche, besonders *Phragmites*-reiche Ufer für die inneren Zonen kennzeichnend sind, weist die äussere Zone vorwiegend Felsenufer auf; hier kommt eine reichere Vegetation nur in den inneren Buchten vor. Der grosse geomorphologische Unterschied zwischen den Ufern der äusseren Schärenarchipelzone im allgemeinen und der Südküste der Landspitze Hangö udd hat mich veranlasst die letztere als eine besondere Zone zu behandeln. Bezüglich des Salzgehaltes herrscht zwischen diesen Zonen allerdings kein grösserer Unterschied.

Eine durchgehende Einteilung der Ufer nach ihrer Lage, Morphologie und Beschaffenheit der Ufer- und Wasservegetation habe ich nicht vorgenommen. Doch haben naturgemäss auch diese Faktoren eine grosse Bedeutung für die Zusammensetzung der Käfer- und Wanzenfauna des Meeres. Als allgemeine Regel gilt, dass Insekten an felsigen, tiefen und offenen Ufern sowie an Ufern ohne Grünalgen- und Phanerogamenvegetation fehlen. An sandigen und steinigen Ufern kommen sie in geringer Anzahl vor. An seichten Ufern, besonders an solchen mit geschützter Lage und reicherer Vegetation kann dagegen die Insektenfauna verhältnismässig arten- und individuen-

reich sein. Nicht nur die Verschiedenheiten im Salzgehalt, sondern auch in den obengenannten Faktoren erklären also, warum die Insektenfauna der Küstengegenden reicher in den inneren als in den äusseren Gewässern ist.

KAP. 5. DIE VERTEILUNG DER KÄFER UND WANZEN AUF DIE VERSCHIEDENEN ZONEN.

Innerhalb der Zoozönosen von Käfern und Wanzen, die auf den untersuchten Standorten vorkommen, habe ich 2 verschiedene Lebensgemeinschaften unterschieden. Die eine von diesen Synusien umfasst die unter der Wasseroberfläche, die andere die auf der Oberfläche lebenden Arten. Zu der letztgenannten gehören die Wasserläufer und einige andere Wanzen sowie die hauptsächlich auf der Wasseroberfläche schwimmenden Gyriniden. In den folgenden Beschreibungen der Untersuchungsstellen und ihrer Käfer- und Wanzenbestände habe ich die Synusie, welche die im Wasser lebenden Arten umfasst als A, die Oberflächensynusie als B bezeichnet.

In der Synusie habe ich die Arten nach der relativen Abundanz angeordnet. Meist habe ich die Arten auf die Gruppen: Dominanten, Influenten und Rezedenten verteilt. BRUNDIN hat (1934, S. 40) diese 3 Kategorien auf folgende Weise definiert:

Dominanten: Arten, die allein oder zusammen mit einer oder mehreren anderen den Hauptteil der Fauna ihrer Standorte bilden.

Influenten: Arten, die allein oder zusammen mit einer oder mehreren anderen nach den Dominanten in der grössten Menge vorkommen.

Rezedenten: Arten, die allein oder zusammen mit einer oder mehreren anderen in der Fauna ihrer Standorte eine wenig hervortretende Rolle spielen.

In Tab. 1 habe ich die Funde der 80 verschiedenen Arten auf den Untersuchungsstellen der einzelnen Zonen verzeichnet. Hier habe ich auch das Vorkommen der Arten in dem angrenzenden Lojo-Gebiet angeführt. Das Wasser dieses Gebietes fliesst durch den Fluss Svartå in die Pojowiek.

Zone 1. Der innere Teil der Pojo-Wiek.

Stelle 1

Skuru (22. 8. 1936)

Salzgehalt 0,14 ‰. Mächtiges Phragmitetum ausserhalb der Mündung der Flüsschen Svartå und Fiskars å. Im Phragmitetum zerstreute Bestände von *Scirpus lacustris* und *Typha angustifolia*, hie und da *Acorus calamus*. Auf offenen Flächen innerhalb des Phragmitetums *Nymphaea, Nuphar, Hydrocharis, Sparganium, Utricularia, Myriophyllum* und *Callitriche*. Das Phragmitetum erstreckt sich bis zu einer litoralen *Carex*-Wiese mit *C. acuta, rostrata, aquatilis, Comarum, Cicuta, Peucedanum* usw. Von den Algen nenne ich folgende: *Cylindrospermum stagnale, Rhizoclonium hierogyphicum, Oscillatoria angusta, Oocystis pelagica, O. splendida, Nostoc coeruleum, Staurastrum* und Diatomeen.

A

Dominanten

Sigara fossarum 76
S. striata 35
Cymatia coleoptrata 25
Haliplus ruficollis 13

Influenten

Enochrus minutus 11
Hydroporus palustris 10
Noterus crassicornis 9
Hygrotus inaequalis 8
Anacaena limbata 8
Ilybius obscurus 6
Helophorus brevipalpis 6

Rezedenten

Notonecta glauca 4
N. lutea 4
Rhantus exoletus 3
Sigara Linnei 3
S. Sahlbergi 3
Helophorus granularis 3
Ilybius angustior 2
I. ater 1
Hydroporus planus 1
Enochrus 4-punctatus 1
Sigara praeusta 1
Ranatra linearis 1
Nepa cinerea 1

B

Dominante

Gerris odontogaster 14

Influenten

Gerris rufoscutellatus 5
Microvelia Schneideri 5

Rezedenten

Gerris argentatus 1
G. lacustris 1
Mesovelia furcata 1

Stelle 2

Odnäs (22. 8. 1936)

Salzgehalt 0,37 ‰. Lehmiges Ufer, sublitorales, durch Scirpetum unterbrochenes Phragmitetum. Innerhalb des Phragmitetums vereinzelte Exemplare von *Typha angustifolia* und *Acorus calamus*. Die

litorale Vegetation besteht aus *Carices, Cicuta, Galium palustre, Polygonum hydropiper, Sagittaria* usw. Die Algenvegetation umfasst folgende Arten: *Mougeotia, Scenedesmus quadricauda, Cladophora fracta, Rhizoclonium riparium, Tolypothrix distorta, Oscillatoria splendida, O. princeps, Spirogyra, Oedogonium, Zygnema* und Diatomeen.

A

Dominanten

Sigara striata 46
Noterus crassicornis 43

Influenten

Cymatia coleoptrata 14
Haliplus ruficollis 7
Nepa cinerea 7
Laccobius minutus 5

Rezedenten

Sigara fossarum 3
Enochrus testaceus 2
Coelambus impressopunctatus 1
Hygrotus inaequalis 1
H. versicolor 1
Haliplus immaculatus 1
Enochrus melanocephalus 1
E. 4-punctatus 1
Sigara semistriata 1
Notonecta glauca 1

B

Dominante

Gerris odontogaster 23

Rezedente

G. argentatus 1

Stelle 3

Ufer beim *Pfarrhaus in Pojo* (21. 8. 1936)

Salzgehalt 0,30 ‰. Mächtiges Phragmitetum bis zum Ufer. Litoral eine offene *Carex*-Wiese mit *C. rostrata.* Sonst wie bei Stelle 1, hier unter *Phragmites* stellenweise *Glyceria spectabilis.* Die Algenprobe weist folgende Formen auf: *Mougeotia, Aegagropila Martensii, Tolypothrix distorta, T. tenuis, Spirogyra.*

A

Dominanten

Haliplus immaculatus 58
Noterus crassicornis 20

Influenten

Sigara striata 18
Cymatia coleoptrata 13

Rezedenten

Sigara fossarum 7
Notonecta glauca 5
Enochrus testaceus 2
Sigara Linnei 2
Notonecta lutea 1
Hygrotus inaequalis 1
Agabus bipustulatus 1
Ilybius ater 1
Cymatopterus striatus 1

B

Mesovelia furcata 3
Gerris argentatus 2
G. rufoscutellatus 1
G. argentatus 1

Stelle 4

Spakanäs (21. 8. 1936)

Salzgehalt 0,64 ‰. Sandiges, niedriges Ufer mit dünner Lehmschicht. In einiger Entfernung vom Ufer ein spärlicher *Phragmites*-Bestand, mit wenigen Exemplaren von *Scirpus lacustris*. Sublitoral keine höhere Vegetation, nur stellenweise *Polygonum amphibium*. Die Algenvegetation am Ufer besteht aus: *Cladophora glomerata, Phormidium autumnale, Oscillatoria splendida, Lyngbya martensiana, Pediastrum Boryanum, Zygnema* und Diatomeen.

A

Dominanten

Hygrotus inaequalis 28
Laccobius minutus 16

Influenten

Cymatia coleoptrata 11
Platambus maculatus 7

Rezedente

Sigara striata 3

B

Gyrinus colymbus 2
G. bicolor 1
Gerris argentatus 1

Zone 2. Der äussere Teil der Pojo-Wiek.

Stelle 5

Baggby (4. 8. 1931; 11. 7. 1932; 25. 7. 1936)

Salzgehalt 0,82 ‰. Kleine Bucht bei Harudd S vom Hof Baggby auf der Ostseite der Pojo-Wiek. Ufer lehmig, mit dichtem Pragmitetum. Stellenweise Bestände von *Scirpus Tabernaemontani, Typha angustifolia* und *Sparganium ramosum*. Das Litoral weist *Scirpus palustris* und *S. uniglumis* auf. Auf offenen Flächen innerhalb des Phragmitetums *Nymphaea* und *Nuphar*. Nahe am Ufer angespült *Scirpus acicularis* und Algen wie *Spirogyra, Zygnema, Mougeotia*. In die Bucht mündet ein kleiner Graben, der im Zusammenhang mit einem Glo steht.

A

Dominanten

Sigara striata 18
Cymatia coleoptrata 11

Influenten und Rezedenten

Sigara fossarum 8
Ranatra linearis 8
Helophorus granularis 4
Haliplus Heydeni 2
Noterus crassicornis 2
Hygrotus inaequalis 2
Platambus maculatus 2
Nepa cinerea 2
Hygrotus versicolor 1
Hydroporus striola 1
H. tristis 1
Helophorus brevipalpis 1

B

Dominante

Gerris odontogaster 22

Influente

Mesovelia furcata 12

Rezedenten

Gerris rufoscutellatus 2
G. argentatus 1

Zone 3. Die Küstenzone

Stelle 6

Västerby (24. 7. 1935; 13. 9. 1936)

Salzgehalt 1,80 ‰. Niedriges Ufer mit mächtigem Phragmitetum, stellenweise bedeutende Bestände von *Scirpus Tabernaemontani*, bis zum festen Ufer. Im Litoral Graswiese mit *Scirpus uniglumis*, *Agrostis*, *Calamagrostis neglecta* etc., stellenweise offene Flächen mit Wasser, herumfliessende *Phragmites*-Fragmente und folgende Algen: *Oscillatoria tenuis*, *O. splendida*, *Spirogyra*, *Zygnema* und *Mougeotia*.

A

Dominanten

Sigara striata ∞
Cymatia coleoptrata ∞

Influenten

Hygrotus inaequalis 22
Notonecta lutea 21
Sigara fossarum 14

Rezedenten

Nepa cinerea 8
Noterus clavicornis 3
Haliplus immaculatus 2
Enochrus testaceus 2
E. minutus 2
Laccobius minutus 2
Ilybius uliginosus 1
Enochrus fuscipennis 1
Sigara semistriata 1

B

Dominante

Gerris odontogaster 10

Influenten und Rezedenten

Gyrinus minutus 2
Gerris rufoscutellatus 1

Stelle 7

Hagen bei Ekenäs (11. 6. 1936)

Salzgehalt 2,2 ‰. Wie die vorige Stelle, im Phragmitetum spärlich *Typha angustifolia*.

A

Dominante

Cymatia coleoptrata 20

Influenten und Rezedenten

Noterus clavicornis 1
Ilybius subaeneus 1
I. angustior 1
Sigara striata 1

B

Gerris odontogaster 1

Stelle 8

Leksvall (13. 9. 1936)

Salzgehalt 2,07 ‰. Niedriges, lehm- und sandhaltiges Ufer an der Mündung des Leksvall-Baches. Keine grösseren Algenmengen. Sub-

litoral spärliche Bestände von *Scirpus uniglumis*, *Phragmites* und grössere *Scirpus*-Arten fehlen. Am Ufer niedrige litorale Wiese.

A

Hygrotus inaequalis 4
Sigara striata 4
Hydroporus depressus 2
Cymatia coleoptrata 1

Stelle 9

Gullö (6. 8. 1936)

Salzgehalt 2,48 ‰. Grosses Phragmitetum am N-Ufer der Insel. Das Phragmitetum erstreckt sich recht weit landeinwärts bis zu einer litoralen Graswiese mit *Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis neglecta*, *Festuca rubra*, *Molinia* und *Carex Goudenoughii*. Im inneren Teil des Phragmitetums, wo das Meereswasser in kleinen Gruben stand, kamen die Algen *Rhizoclonium riparium* und *Phormidium Retzii* vor.

A

Dominante
Sigara striata 22

Influenten und Rezedenten
Cymatia coleoptrata 3
Haliplus confinis 2
Ilybius subaeneus 2
I. ater 2
Noterus clavicornis 2
Hygrotus inaequalis 2
Agabus bipustulatus 2
Nepa cinerea 2
Haliplus immaculatus 1
Ilybius fuliginosus 1
I. aenescens 1
Noterus crassicornis 1
Hydroporus palustris 1
H. incognitus 1
H. tristis 1
H. melanarius 1
H. nigrita 1
Rhantus exoletus 1
Helophorus granularis 1
Enochrus minutus 1
Notonecta glauca 1

B

Mesovelia furcata 2
Microvelia Schneideri 2

Stelle 10

Källviken (6. 8. 1936)

Salzgehalt 3,57 ‰. Ufer von recht grobem Sand gebildet. Kleines, spärliches Phragmitetum in einiger Entfernung vom Ufer. Sonst keine höheren Pflanzen.

A

Platambus maculatus 3

Zone 4. Der innere Teil des Schärenarchipels

Stelle 11

Odensö (6. 8. 1936)

Salzgehalt 4,68 ‰. Ufer mit dichtem Phragmitetum auf der W-Seite der Insel. Am Strande eine litorale Graswiese mit *Scirpus uniglumis, Agrostis stolonifera, Calamagrostis neglecta, Triglochin maritimum, Valeriana salina, Galium palustre* etc. Boden sandig mit wenig Lehm.

A	B
Haliplus immaculatus 1	Gyrinus marinus 1
Helophorus granularis 1	G. colymbus 1
Laccobius minutus 1	

Stelle 12

Notholm, westlicher Teil (6. 8. 1933, 6. 8. 1936)

Salzgehalt 5,01 ‰. Ufer mit dichtem Phragmitetum in der Nähe des Sundes zwischen Notholm und Bastholm. Zwischen einer litoralen Wiese und dem Phragmitetum ein *Scirpus maritimus*-Bestand.

A	Enochrus bicolor 1
Hygrotus inaequalis 5	
Enochrus testaceus 5	B
Nepa cinerea 4	Mesovelia furcata 12
Haliplus immaculatus 3	Gerris argentatus 9
Noterus clavicornis 2	G. odontogaster 5
Ilybius fuliginosus 1	Hebrus pusillus 2

Stell 13

Notholm, östlicher Teil (7. 7. 1936; 5. 8. 1936)

Salzgehalt 4,92 ‰. Kleine, von Felsen umgebene Bucht. Auf dem Litoral eine Wiese mit *Scirpus uniglumis, Agrostis stolonifera, Calamagrostis neglecta, Juncus Gerardi, Galium palustre, Plantago major*. Einzelne zerstreute *Phragmites*-Stücke, *Scirpus maritimus* und *Sc. Tabernaemontani*. In einiger Entfernung vom Ufer ein spärlicher *Phragmites*-Bestand. Umherfliessende *Phragmites*-Fragmente und *Fucus*.

A	E. testaceus 1
Laccobius minutus 11	Nepa cinerea 1
Haliplus immaculatus 1	
Macrodytes marginalis 1	B
Helophorus granularis 1	Gerris argentatus 4
Enochrus 4-punctatus 1	Gyrinus colymbus 1

Stelle 14

Sommarö (6. 8. 1936)

Salzgehalt 5,37 ‰. Niedriges Ufer an der Südseite der Insel. Am Strande niedrige litorale Gras- und Krautwiese mit *Juncus Gerardi, Agrostis stolonifera, Calamagrostis neglecta, Triglochin maritimum, Erythraea litoralis, Glaux maritima, Plantago major* etc. Auf dem aus Sand und Lehm gebildeten seichten Boden dominiert *Chara aspera*. U. a. folgende Algen wurden beobachtet: *Cladophora marina, Rhizoclonium riparium, Oscillatoria limosa* und *O. tenuis*.

A

Laccobius decorus 6
Deronectes depressus 3
Laccobius minutus 3
Haliplus lineatus 2

Stelle 15

Lappvik (5. 8. 1936)

Salzgehalt 5,41 ‰. Kleine Bucht am offenen sandigen Ufer. Kleiner *Phragmites*-Bestand, sonst nur einzelne *Polygonum lapathifolium*-Exemplare. Angespült *Fucus* nebst anderen Algen, wie *Cladophora marina, C. glomerata, Chara aspera, Ectocarpus siliculosus* und *Enteromorpha Hopkirkii*.

A

Deronectes depressus 3
Haliplus confinis v. pallens 2
H. flavicollis 1
Laccobius minutus 1

Stelle 16

Syndalen (27. 7. 1932; 28. 6. 1936; 20. 7. 1936)

Salzgehalt 3,08 ‰. Sehr niedriges, offenes Sandufer mit dünner Gyttja-Schicht. Kleine Buchten mit spärlicher Vegetation. Hier *Scirpus uniglumis, S. palustris* mit eingestreuten *Juncus filiformis, J. alpinus* und *Calamagrostis neglecta*. Algen sowohl umherfliessend (*Chara aspera, Cladophora marina, Aphanothece castagnei* und Diatoméen) wie am Boden (*Cladophora fracta* und *glomerata, Chara aspera* und reichlich Diatomeen).

A

Dominante

Laccobius minutus ∞

Influenten und Rezedenten

Laccobius decorus 3
Hydroporus tristis 3
Sigara striata 2
Limnebius truncatellus 1
Nepa cinerea 1

B

Gerris thoracicus 3

Zone 5. Der äussere Teil des Schärenarchipels

Stelle 17

Westlicher Teil der Bucht *Byviken* (27. 7. 1936)

Salzgehalt 5,32 ‰. Niedriges Ufer mit sandigem und lehmigem Boden. Dichtes Phragmitetum bis zum Ufer. Zwischen *Phragmites Scirpus Tabernaemontani*. Am Ufer *Scirpus uniglumis, Agrostis stolonifera, Triglochin* usw. Ausserhalb der *Phragmites*-Zone *Potamogeton pectinatus, P. perfoliatus, Scirpus parvulus, Ranunculus Baudotii, Myriophyllum* u. a. Fragmente von diesen auch zwischen *Phragmites*. Unter *Phragmites* noch Algen, wie *Cladophora fracta* und *C. marina, Rhizoclonium riparium, Lyngbya aestuarii, Asterocystis ramosa, Tolypothrix tenuis, Pylaiella litoralis* und *Chroococcus turgidus*.

A

Enochrus testaceus 6
Nepa cinerea 5
Haliplus immaculatus 4
Laccobius minutus 3
Haliplus obliquus 2
Hygrotus inaequalis 2
Hydroporus tristis 2
Sigara striata 1

B

Gerris argentatus 12
G. odontogaster 9
Mesovelia furcata 6

Stelle 18

Ufer der Insel *Tvärminneö bei Byviken* (27. 7. 1936)

Salzgehalt 5,41 ‰. Boden lehmig, dichtes Scirpetum (*Tabernaemontani*, stellenweise *maritimus*). Ausserhalb des Scirpetums, auf ziemlich seichten Stellen *Potamogeton perfoliatus, P. pectinatus, Zannichellia* und *Ruppia*. Fragmente von diesen sowie folgende Algen zwischen *Scirpus*: *Cladophora marina, Ulothrix subflaccida, Lyngbya aestuarii, Rhizoclonium riparium, Tolypothrix tenuis, Zygnema* und Diatomeen. Auf dem Boden folgende Algen: *Cladophora marina, Rhizoclonium riparium, Ulothrix subflaccida, Lyngbya aestuarii, Vaucheria*, Diatomeen. Litorale Graswiese mit *Agrostis stolonifera* und anderen Gräsern.

A

Dominante

Sigara striata 12

Influenten und Rezedenten

Laccobius decorus 6
L. minutus 5
Haliplus immaculatus 5
Hydroporus depressus 4
Enochrus melanocephalus 4
E. testaceus 2
Coelambus impressopunctatus 1
Sigara fossarum 1

B

Gerris argentatus 8
Mesovelia furcata 7
Gerris odontogaster 5

Stelle 19

Bysundet, S von der Brücke zur Insel Tvärminneö (8. 7. 1936, 1. 8. 1936)

Salzgehalt 5,50 ‰. Schmaler Sund zwischen Tvärminneö und dem Festlande, darin zerstreute *Scirpus Tabernaemontani*- und vereinzelte *Phragmites*- und *Scirpus maritimus*-Bestände. Ausserhalb dieser Bestände auf dem Boden *Potamogeten perfoliatus, P. pectinatus, Limosella* und Algen, wie *Cladophora marina, Phormidium tenue, Rhizoclonium riparium, Lyngbya aestuarii* sowie Diatomeen. Im Wasser umherfliessend *Cladophora marina* und *C. fracta*. Fragmente von diesen Pflanzen innerhalb des Scirpetums und Phragmitetums; am 1. 8. 1936 bildeten die Algen grosse Kolonien innerhalb des Scirpetums. Der Boden lehmig mit mächtiger Gyttja-Schicht. An der äusseren Mündung des Sundes ist der Boden mehr sandig mit dünnerer Gyttja-Schicht. Im Litoral *Agrostis stolonifera* und *Scirpus uniglumis* vorherrschend.

A

Dominanten

Hygrotus inaequalis ∞
Laccobius minutus ∞

Influenten

Haliplus immaculatus 32
Enochrus minutus 15
Enochrus melanocephalus 9
Nepa cinerea 9

Rezedenten

Hydroporus tristis 6
Ilybius aenescens 3
Hydroporus depressus 3
Sigara semistriata 3
S. striata 3
I. ater 1
Anacaena variabilis 1

B

Gerris argentatus 12
G. odontogaster 10
G. thoracicus 1
Mesovelia furcata 2

Stelle 20

Bönholmen (20. 7. 1931; 22. 7. 1931; 13. 7. 1936)

Salzgehalt 5,59 ‰. Seichte Meeresbucht in der Nähe der Zoologischen Station Tvärminne auf der N-Seite der Insel Tvärminneö. Der Boden Lehm mit dünner Gyttja-Schicht. Im Sublitoral *Scirpus Tabernaemontani* und stellenweise *maritimus* sowie *Phragmites*. Im Litoral dominieren *Scirpus uniglumis* und *Triglochin*. In einiger Entfernung vom Ufer ein spärliches Phragmitetum und umherfliessender *Fucus*. Die Algenflora übrigens aus folgenden Arten bestehend: *Cladophora marina, Rhizoclonium riparium, Lyngbya aestuarii* und Diatomeen.

A

Dominanten

Laccobius minutus ∞

Influenten

L. decorus 9

R e z e d e n t e n
Haliplus immaculatus 4
Hygrotus inaequalis 4
Deronectes depressus 3
Bidessus unistriatus 1
Hydroporus erythrocephalus 1
H. umbrosus 1
Agabus bipustulatus 1
Ilybius guttiger 1
Helophorus granularis 1
H. viridicollis 1
Anacaena variabilis
Enochrus Sahlbergi

B
Gerris argentatus 5

Stelle 21

Bucht *Krogarviken* bei der Zoologischen Station Tvärminne (4.7. 1931; 17. 7. 1931; 20. 7. 1931; 7. 8. 1931; 8. 7. 1932; 13. 7. 1936)

Salzgehalt 5,54 ‰. Seichte Meeresbucht. Ausserhalb des dichten Phragmitetums umherfliessende *Fucus*-Büschel, hier auch eine Vegetation von *Potamogeton perfoliatus, filiformis, Myriophyllum, Ranunculus Baudotii, Chara ceratophylla*, usw. Folgende Algen auf dem Sand- und Lehmboden: *Cladophora marina, Ectocarpus siliculosus, Enteromorpha, Spirogyra* und *Zygnema*. Umherfliessend im Phragmitetum folgende Algen: *Cladophora marina, Lyngbya aestuarii, Rhizoclonium riparium, Rivularia biasolettiana* (an den grösseren Algen) sowie Diatomeen.

A
D o m i n a n t e n
Haliplus immaculatus 31
Sigara striata 21
Nepa cinerea 14

I n f l u e n t e n
Hygrotus inaequalis 9
Haliplus flavicollis 8
Enochrus testaceus 8

R e z e d e n t e n
Ilybius fuliginosus 3
Enochrus minutus 3
Dryops auriculatus 3
Haemonia mutica 3
Haliplus obliquus 2
Ilybius guttiger 1
I. aenescens 1
Hydroporus tristis 1
Anacaena limbata 1
Enochrus melanocephalus 1

B
Gerris thoracicus 1
G. argentatus 1

Stelle 22

Insel *Jofskär* in der Nähe der Zoologischen Station Tvärminne (17. 7. 1931; 1. 8. 1936)

Salzgehalt 5,60 ‰. Offenes, niedriges Ufer, Boden sandig mit dünner Gyttja-Schicht. Im Litoral *Scirpus uniglumis, Agrostis stolonifera, Triglochin, Glaux* etc. Im Wasser *Potamogeton pectinatus, Zostera, Zannichellia, Chara aspera* (dichte Bestände), *C. ceratophylla*

usw. Auf dem Boden dicht am Ufer wachsen ausserdem folgende Algen: *Cladophora marina* und *fracta, Rhizoclonium riparium, Lyngbya aestuarii, Percursaria percursa* sowie Diatomeen, weiter nach dem Meere zu die Arten: *Cladophora marina, C. fracta, Aphanothece castagnei, Zygnema* und Diatomeen.

A	
Laccobius minutus 10	Chaetarthria seminulum 1
Haliplus immaculatus 9	Nepa cinerea 1
H. lineatus 8	
Sigara striata 5	B
Deronectes depressus 4	Gerris thoracicus 14

Stelle 23

Klobbvillan bei der Zoologischen Station Tvärminne, auf der Süd-Seite der Insel Tvärminneö (27. 7. 1932; 10. 6. 1936; 2. 8. 1936)

Salzgehalt 5,97 ‰. Seichte kleine Bucht zwischen Felsen. Phragmitetum mit umherfliessendem *Fucus* und Grünalgen, wie *Cladophora marina, C. fracta, C. glomerata* sowie Diatomeen. Auf dem sandig-lehmigen Boden nahe am Strande kamen folgende Algen vor: *Oscillatoria limosa, Aphanothece microscopica, Hydrocoryne spongiosa, Tolypothrix distorta* und Diatomeen.

A	
Dominanten	Helophorus granularis 2
Sigara striata 22	Anacaena limbata 2
Hygrotus inaequalis 20	Laccobius minutus 1
	Macrodytes marginalis 1
Influenten und Rezedenten	B
Ilybius fuliginosus 3	Gerris thoracicus 3
Haliplus immaculatus 2	G. argentatus 3
Hydroporus erythrocephalus 2	G. odontogaster 3

Stelle 24

Kallvassa, in der Nähe der Zoologischen Station Tvärminne, auf der Süd-Seite der Insel Tvärminneö (22. 7. 31; 30. 7. 31; 6. 1935; 1. 7. 1936)

Salzgehalt 5,95 ‰. Niedriges, lehmiges Ufer mit dünner Gyttja-Schicht. *Fucus*-Büschel angespült. An einem Teil des untersuchten Ufers ein spärliches Phragmitetum, sonst eine gewöhnliche litorale *Scirpus uniglumis-Triglochin maritimum*-Wiese. Sublitoral *Scirpus par-*

vulus und *Potamogeton perfoliatus, P. pectinatus, Zannichellia* und *Ranunculus Baudotii*, sowie Algen: *Chara aspera, Cladophora glomerata, Spirogyra, Zygnema, Pylaiella litoralis*, Diatomeen.

A	
Dominante	Ilybius aenescens 1
Nepa cinerea 12	Dryops auriculatus 1
	Hydroporus erythrocephalus 1
Influenten und	B
Rezedenten	Dominante
Haliplus immaculatus 3	Gerris thoracicus 10
Laccobius minutus 3	
Haliplus confinis v. pallens 2	Influenten und
Helophorus granularis 2	Rezedenten
Enochrus minutus 2	Gyrinus distinctus 1
Bidessus unistriatus 1	Gerris argentatus 1
Hygrotus inaequalis 1	G. odontogaster 1

Stelle 25

Insel *Hästö-Busö*, 5 km E von Tvärminneö (3. 7. 1932; 29. 7. 1936) Salzgehalt 5,28 ‰. Westlicher Teil der Insel, in einer Bucht bei der Landungsstelle. Niedriges Ufer mit steinigem und sandigem Boden, litoral *Agrostis stolonifera, Scirpus uniglumis, Juncus Gerardi*. Einige angespülte *Fucus*-Büschel und Grünalgen, wie *Lyngbya aestuarii, Spirogyra, Zygnema, Oscillatoria* sowie Diatomeen. Auf dem Boden ausserdem folgende Algen: *Stictyosiphon tortilis, Cladophora marina, Mougeotia, Anabaena baltica, Rhizoclonium riparium.*

A	
a) Dominanten	Haliplus immaculatus 5
Sigara striata 20	Hydroporus tristis 1
Laccobius minutus 16	Deronectes depressus 1
L. decorus 13	Ilybius fuliginosus 1
	Sigara semistriata 1
Influenten und	B
Rezedenten	Gerris thoracicus 1

Zone 6. Die offene Süd-Küste der Landspitze Hangöudd

Stelle 26

Dorf Tvärminne, bei der Ziegelei (19. 6. 1931; 13. 7. 1931; 13. 8. 1931; 10. 6. 1936; 17. 7. 1936)

Salzgehalt 5,54 ‰. Offenes, niedriges Ufer mit Sand- und Lehmboden. Die Uferlinie zerlappt. Im Litoral *Scirpus uniglumis* und

Agrostis stolonifera. Supralitoral *Juncus compressus, Scirpus rufus, Calamagrostis neglecta, Agrostis tenuis, Potentilla anserina, Erythraea.* Angespülte *Fucus*-Büschel, *Zannichellia* sowie *Potamogeton.* Auf dem Boden folgende Algen: *Chara aspera, Cladophora marina* und Diatomeen.

A	
Dominanten	Hydroporus incognitus 1
Laccobius minutus ∞	H. umbrosus 1
Coelambus impressopunctatus 24	Deronectes depressus 1
	Ilybius fuliginosus
Influenten und	I. aenescens 1
Rezedenten	Limnebius truncatellus 1
Nepa cinerea 6	Sigara striata 1
Haliplus confinis v. pallens 5	
H. immaculatus 4	B
Agabus bipustulatus 3	Gerris thoracicus 5
Laccobius decorus 3	Gyrinus natator 4
Hygrotus inaequalis 1	G. rufoscutellatus 1

Stelle 27

Henriksberg (14. 8. 1932; 19. 6. 1932; 28. 6. 1932; 29. 6. 1932; 10. 7. 1932; 23. 7. 1936)

Salzgehalt 4,47 ‰. Sehr flaches Ufer, der Boden sandig mit dünner Gyttja-Schicht. Im Litoral Wiese mit *Scirpus uniglumis, Triglochin maritimum, Erythraea litoralis* und *E. pulchella.* Sublitoral weiter vom Ufer *Potamogeton filiformis.* Einige angespülte Algen, wie *Ceramium diaphanum, Pylaiella, Chara aspera, Cladophora glomerata, Spirogyra* und Diatomeen.

A	
Dominanten	Haliplus confinis v. pallens 3
Laccobius minutus ∞	Sigara striata 3
L. decorus ∞	Rhantus suturellus 1
	Hydroporus erythrocephalus 1
Influenten und	B
Rezedenten	Gerris thoracicus 1
Haemonia mutica 6	

Stelle 28

Täcktom (17. 6. 1931; 19. 7. 1931; 14. 8. 1931; 17. 6. 1932; 23. 7. 1936)

Salzgehalt 6,08 ‰. Sehr niedriges Ufer einer grossen Meeresbucht, teilweise nackter Sandboden. Wie bei Stelle 27 litorale Wiese mit *Scir-*

pus uniglumis und *Agrostis stolonifera*. Sandboden mit dünner Gyttja-Schicht, auf dem Boden folgende Algen: *Ceramium diaphanum, Rhizoclonium riparium, Pylaiella, Spirogyra, Polysiphonia violacea, Asterocystis ramosa* sowie Diatomeen.

A

Dominanten

Laccobius minutus ∞
L. decorus ∞

Influenten

Berosus spinosus 50
Deronectes depressus 15
Ochtebius marinus 10

Rezedenten

Haliplus confinis v. pallens 7
Coelambus impressopunctatus 4
Enochrus minutus 4
Sigara semisstriata 4
Hydroporus tristis 1
Helophorus brevipalpis 1
H. viridicollis 1
Anacaena limbata 1
Sigara semistriata

Stelle 29

Gloskär (29. 6. 1935)

Salzgehalt 5,48 ‰. Niedriges Ufer mit litoraler Wiese; *Scirpus uniglumis* dominierend. Sublitoral *S. Tabernaemontani*.

A

Laccobius minutus 3
L. decorus 3
Haliplus immaculatus 2
Sigara striata 2
Hygrotus inaequalis 1

B

Gerris thoracicus 3

Zone 7. Meereszone

Stelle 30

Storlandet (10. 7. 1936)

Salzgehalt 6,71 ‰. Seichte, kleine Bucht auf der NW-Seite der Insel; Ufer fast vegetationslos, nur spärliches Scirpetum (*uniglumis*). Im Wasser *Potamogeton pusillus, Ranunculus Baudotii* usw.

A

Dominante

Laccobius minutus ∞

Influenten und Rezedenten

Haliplus confinis v. pallens 5
Rhantus suturellus 1
Enochrus minutus 1
Sigara striata 1

Stelle 31

Insel *Långskär*, 2,5 km ausserhalb Tvärminneö (8. 7. 1923; 25. 7. 1931; 24. 6. 1932; 12. 6. 1936; 12. 7. 1936)

Salzgehalt $> 6\,‰$. Kleine Bucht auf ziemlich niedrigem Ufer zwischen Felsen auf der West-Seite der Insel. Am Ufer *Scirpus uniglumis* und *Triglochin, Agrostis stolonifera.* Im Wasser *Potamogeton filiformis, Tolypella nidifica, Chara aspera* usw.

A

Dominante

Laccobius minutus ∞

Influente

Sigara striata 15

Rezedenten

Haliplus flavicollis 6
H. confinis v. pallens 2
Enochrus melanocephalus 2
Haemonia mutica 2
Deronectes depressus 1
Graphoderes zonatus 1
Dryops auriculatus 1

B

Gerris thoracicus 4

TABELLE 1.

	Lojo-G.	Zone 1.				2.	Zone 3.					Zone 4.						Zone 5.									Zone 6.				7.	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Coleoptera																																
1. Haliplus obliquus																		+				+										
2. H. confinis var. pallens										+					+	+					+	+		+	+					+	+
3. H. ruficollis	+	+																														
4. H. Heydeni	+					+																										
5. H. immaculatus			+	+			+			+		+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+			+			
6. H. flavicollis																+					+										+	
7. Noterus crassicornis	+	+	+	+		+				+																						
8. N. clavicornis							+	+		+			+																			
9. Bidessus unistriatus	+																				+			+								
10. Coelambus impressopunctatus	+		+																+							+		+				
11. Hygrotus inaequalis	+	+	+	+		+	+		+	+			+					+	+	+	+	+	+	+	+	+			+			
12. H. versicolor	+		+		+	+																										
13. Hydroporus erythrocephalus	+																			+	+		+	+			+					
14. H. palustris	+	+								+																						
15. H. incognitus										+																+						
16. H. striola	+					+																										
17. H. tristis	+					+				+							+	+				+			+		+					
18. H. planus	+	+																														
19. H. umbrosus	+																			+						+						
20. H. melanarius	+									+																						
21. H. nigrita	+									+																						
22. Deronectes depressus	+								+						+	+			+	+	+		+			+	+	+				
23. Platambus maculatus	+		+		+	+					+											+										
24. Agabus bipustulatus	+			+						+											+					+					
25. Ilybius fuliginosus	+						+			+			+						+		+		+			+						
26. I. subaeneus	+							+		+																						
27. I. ater	+	+		+						+									+													

	Lojo-G.	Zone 1.				2.	Zone 3.					Zone 4.						Zone 5.									Zone 6.				7.	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	13
28. I. obscurus	+	+																														
29. I. guttiger	+					+															+	+									
30. I. aenescens	+								+																						
31. I. angustior		+						+												+		+		+		+					
32. Rhantus suturellus	+																													+	
33. R. exoletus	+	+							+																						
34. Colymbetes striatus	+			+																		+									
35. Graphoderes zonatus	+																														+
36. Macrodytes marginalis	+													+										+							
37. M. cirumcinctus	+																							+							
38. Gyrinus marinus	+											+																			
39. G. distinctus	+				+							+		+																	
40. G. natator	+																										+					
41. G. bicolor	+				+																										
42. G. minutus	+						+																								
43. Ochtebius marinus	+																														
44. Helophorus brevipalpis	+	+				+																									
45. H. granularis	+	+				+				+		+		+							+			+	+						
46. H. viridicollis	+																				+										
47. Anacaena limbata	+	+																		+	+	+		+					+		
48. Laccobius decorus															+		+		+		+				+	+	+	+	+		
49. L. minutus	+		+		+	+						+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
50. Enochrus melanocephalus			+										+						+	+		+									+
51. E. fuscipennis							+																								
52. E. 4-punctatus	+	+	+																												
53. E. Sahlbergi																															
54. E. testaceus	+		+	+		+	+						+	+				+	+		+										
55. E. minutus	+	+					+			+									+	+			+					+			
56. Chaetarthria seminulum	+																						+								

	Lojo-G.	Zone 1.				2.	Zone 3.					Zone 4.					Zone 5.									Zone 6.				7.	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
57. Berosus spinosus	+																+											+			
58. Limnebius truncatellus	+																									+					
59. L. truncatulus	+															+														+	
60. Dryops auriculatus	+																				+			+						+	
61. Haemonia mutica															+						+						+			+	
Hemiptera																															
62. Hebrus pusillus	+												+																		
63. Gerris rufoscutellatus	+	+		+		+	+																			+					
64. G. thoracicus																	+			+		+	+	+	+	+	+		+		+
65. G. argentatus	+		+	+	+	+						+	+					+	+	+	+	+		+	+						
66. G. odontogaster	+	+	+	+		+	+	+				+						+	+	+				+	+						
67. G. lacustris	+	+																													
68. Mesovelia furcata	+	+		+		+				+		+						+	+	+											
69. Microvelia Schneideri	+	+								+																					
70. Sigara Linnei	+	+		+																											
71. S. Sahlbergi	+	+				+																									
72. S. praeusta	+	+																													
73. S. fossarum	+	+	+	+		+	+												+												
74. S. semistriata	+		+				+													+					+			+			
75. S. striata	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+				+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	
76. Cymatia caleoptrata	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																					
77. Notonecta glauca	+	+	+	+																											
78. N. lutea	+	+		+			+																								
79. Ranatra linearis	+	+				+																									
80. Nepa cinerea	+	+				+	+			+			+	+			+	+		+	+		+	+	+		+				

KAP. 6. FUNDE VON KÄFERN UND WANZEN IN MEERESZUFLÜSSEN, DIE WENIGSTENS ZEITWEISE SALZWASSER HABEN, SOWIE IN SALZHALTIGEN WASSERANSAMMLUNGEN AM MEERESSTRANDE.

Die Untersuchungen der Käfer- und Wanzenfauna des Meeres selbst habe ich durch Einsammlungen in Meereszuflüssen ergänzt, die in unmittelbarer Nähe des Meeres vorgenommen wurden. Die Zuflüsse haben in der Regel Süsswasser, bei höherem Wasserstand dringt aber Salzwasser in dieselben ein. Ist ein solcher Bach Ausfluss eines Glo, so fliesst in den genannten Hochwasserperioden salziges Wasser in den Glo. Die in diesen kleinen Seen sowie in ihren Ausflüssen vorkommenden Insekten leben also zeitweise in ziemlich stark salzigem Wasser.

1) Bach, Ausfluss eines Glo (»Sommarö Träsk») auf der Insel Sommarö in der inneren Schärenarchipelzone. Der Bach mündet in der Nähe der Untersuchungsstelle 14. Bei der Einsammlung (6. 8. 1936) strömte salziges Wasser in den Glo, im oberen Teil des Baches war der Salzgehalt 5,19 ‰. Folgende Arten wurden angetroffen:

Haliplus immaculatus	Gyrinus distinctus
H. ruficollis	Anacaena variabilis
H. Heydeni	Laccobius minutus
Hygrotus inaequalis	Hydrobius subrotundatus
Hydroporus erythrocephalus	Enochrus minutus
H. tristis	—
Agabus bipustulatus	Nepa cinerea
Ilybius fuliginosus	Sigara Linnei
I. obscurus	Gerris lacustris

2) Ein Glo bei der Zoologischen Station Tvärminne in der äusseren Schärenarchipelzone. Der nunmehr ganz abgeschnürte Glo steht durch einen Graben in Verbindung mit dem Meere in der Krogarvik (Stelle 21). Bei hohem Wasserstand, wenn der Glo Wasser vom Meere erhält, weist das Wasser einen Salzgehalt von 4,33 ‰ auf. Bei verschiedenen Einsammlungen wurden im Glo folgende Arten angetroffen:

Noterus clavicornis	Agabus Sturmi
Hygrotus inaequalis	Ilybius aenescens
Hydroporus umbrosus	I. fuliginosus

Gyrinus bicolor	Sigara Linnei
G. minutus	S. distincta
Anacaena variabilis	S. semistriata
Enochrus testaceus	S. fossarum
E. minutus	Gerris thoracicus
E. 4-punctatus	G. argentatus
—	G. odontogaster
Nepa cinerea	

3) Bei Henriksberg (Stelle 27) wurden in einer Wasseransammlung auf dem niedrigen Ufer folgende Arten festgestellt. Die betreffende Wasseransammlung steht zeitweise durch einen niedrigen Weiher in Verbindung mit dem Meere. Am 23. 7. 1936, als der Tümpel isoliert stand, war der Salzgehalt 1,53 ‰.

Haliplus lineatus	Enochrus Sahlbergi
Coelambus impressopunctatus	Berosus spinosus
Hygrotus inaequalis	Haemonis mutica
Agabus bipustulatus	—
A. congener	Gerris thoracicus
Ilybius fuliginosus	G. odontogaster
Rhantus suturellus	
Laccobius minutus	

4) In niedrigen Wasseransammlungen auf dem salzdurchtränkten Ufer bei Täcktom, die wenigstens teilweise Überreste von Hochwassereinbuchtungen darstellten, wurden folgende Arten gefunden (23. 7. 1936). Salzgehalt 7,34 ‰.

Coelambus impressopunctatus	Ochtebius marinus
Hydroporus melanocephalus	Laccobius decorus
Helophorus viridicollis	L. minutus
H. griseus	Berosus spinosus

KAP. 7. ÖKOLOGISCHE ARTENGRUPPEN UNTER DEN KÄFERN UND WANZEN DES UNTERSUCHUNGSGEBIETES.

Bei den im Meere oder sonstwie in salzigem Wasser lebenden Insekten hat man (Tienemann und Schmidt, 1913, v. Lengerken, 1929) *Haloxene*, *Halophile* und *Halobionten* unterschieden. Die Haloxene sind typische Süsswasserformen, die einzeln und zufällig in salzigem Wasser angetroffen werden, die Halophile kommen

zwar in Süsswasser vor, bevorzugen aber salziges Wasser. Die Halobionten haben sich dem Leben im Salzwasser angepasst und kommen ausschliesslich in solchem vor oder treten nur ausnahmsweise in süssem Wasser auf. In meinem Untersuchungsgebiete sind die zu der ersteren Gruppe gehörenden Arten am zahlreichsten, zu den beiden letzteren gehören nur wenige Arten. Die Meereszoologen haben die Meerestiere im Baltischen Meere in folgende Gruppen eingeteilt: 1) *oligohaline* Arten, welche in schwach salzigem Wasser leben (0,2—2 ‰ nach REDEKE (1922), von VÄLIKANGAS (1933) auf 0,5—3 % erhöht), 2) *mesohaline* Arten, die in etwas stärker salzhaltigem Wasser auftreten (2—16 %, nach REDEKE; VÄLIKANGAS nennt diese *meiohaline* (3—10 %) und *pleiohaline* (10—20 %) Arten) und 3) *polyhaline* Arten in Wasser von 16,5 bzw. 20 % und mehr. Da der Salzgehalt innerhalb meines Untersuchungsgebietes nicht über 7 % steigt, wären alle hier angetroffene Arten zu den oligohalinen oder mesohalinen Arten zu rechnen. Keine Insekten leben regelmässig in so stark salzigem Wasser, dass sie zu den polyhalinen Arten gerechnet werden könnten. Für Brackwasserinsekten scheint mir aus diesem Grunde die obengenannte Einteilung nicht geeignet zu sein. Ich schlage deshalb für diese eine andere Einteilung unter Berücksichtigung des Verhaltens der Arten zum Salzgehalt vor.

Limnobionten sind Süsswasserformen; Limnobionten, die auch in salzigem Wasser vorkommen, nenne ich Limnohaline. Die meisten Limnohaline sind Haloxene, ein Teil Halophile.

Limnohaline Arten, die nur in schwach salzigem Wasser vorkommen, d. h. nur in den inneren Zonen des Untersuchungsgebietes, nenne ich *limnohypohalin*. Arten, die dagegen ausser im Süsswasser in verschieden stark salzigem Wasser vorkommen, d. h. von den innersten bis zu den äusseren Zonen des Untersuchungsgebietes, rechne ich zu den *limnoeuryhalinen* Arten.

Im Untersuchungsgebiete ist die Anzahl der *Halobionten* gering. Nur in verhältnismässig stark salzigem Wasser, innerhalb des Untersuchungsgebietes also nur in den äusseren Zonen auftretende Arten nenne ich *perihalin*. Halobionten *euryhaliner* Natur gibt es hier nicht.

Innerhalb des Untersuchungsgebietes wie in den nördlichen Teilen des Baltischen Meeres überhaupt treten einige Arten nur in salzi

gem Wasser auf; diese können aber in den südlicheren Teilen des Ostseegebietes wie übrigens in den südlicheren Teilen ihrer Verbreitungsgebiete nicht als Halobionten, ja nicht einmal als Halophile aufgefasst werden. Das Vorkommen dieser Arten in den nördlichen Teilen beruht somit nicht auf dem Salzgehalt, sondern hat andere Ursachen. Da sie keine echten Halobionten sind, nenne ich sie *Pseudohalobionten*. Bei diesen können Arten mit perihalinem und euryhalinem Vorkommen im Untersuchungsgebiete unterschieden werden.

Bei den in der Pojo-Wiek und dem Schärenarchipel von Ekenäs vorkommenden Käfern und Wanzen unterscheide ich also folgende ökologische Gruppen:

Limnohaline
1. *Limnohypohaline*
2. *Limnoeuryhaline*

Halobionten
3. *Perihaline*

(*Euryhaline*)

Pseudohalobionten
4. *Perihaline*
5. *Euryhaline*

Die Zugehörigkeit einiger Arten zu der betr. ökologischen Gruppe ist als provisorisch zu betrachten. So würden wahrscheinlich einige Arten unter den limnohypohalinen sich bei genauerer Untersuchung als limnoeuryhalin erweisen.

Die Anzahl der limnohypohalinen Arten ist 28 (17 Käfer und 11 Wanzen):

Haliplus ruficollis	Enochrus fuscipennis
H. Heydeni	E. 4-punctatus
Noterus crassicornis	—
Hygrotus versicolor	Hebrus pusillus
Hydroporus melanarius	Gerris rufoscutellatus
H. planus?	G. lacustris
H. nigrita?	Microvelia Schneideri
Ilybius subaeneus	Sigara Linnei
I. obscurus?	S. Sahlbergi
I. aenescens	S. praeusta
I. angustior	Cymatia coleoptrata
Rhantus exoletus	Notonecta glauca
Colymbetes striatus	N. lutea
Gyrinus bicolor	Ranatra linearis
G. minutu	

Die Anzahl der limnoeuryhalinen Arten ist 41 (34 Käfer und 7 Wanzen):

Bidessus unistriatus	G. natator
Coelambus impressopunct.	Helophorus brevipalpis
Hygrotus inaequalis	H. granularis
Hydroporus erythrocephalus	H. viridicollis
H. palustris	Anacaena limbata
H. incognitus	Laccobius minutus
H. striola	Enochrus Sahlbergi?
H. tristis?	E. testaceus
H. umbrosus	E. minutus
Deronectes depressus	Chaetarthria seminulum
Platambus maculatus	Limnebius truncatellus
Agabus bipustulatus	L. truncatulus
Ilybius fuliginosus	Dryops auriculatus
I. ater	—
I. guttiger	Gerris argentatus
Rhantus suturellus	G. odontogaster
Graphoderes zonatus	Mesovelia furcata
Macrodytes marginalis	Sigara fossarum
M. circumcinctus	S. semistriata
Gyrinus marinus	S. striata
G. distinctus	Nepa cinerea

Die Halobionten des Untersuchungsgebietes sind nur 4, und zwar alle Käfer.

Ochtebius marinus	Berosus spinosus
Laccobius decorus	Haemonia mutica

Die Artenzahl in der interessanten Gruppe der Pseudohalobionten ist 7. Von diesen sind 3 (2 Käfer und 1 Wanze) perihalin, 4 (alle Käfer) euryhalin.

perihaline	euryhaline
Haliplus obliquus	Haliplus confinis v. pallens
H. flavicollis	H. immaculatus
—	Noterus clavicornis
Gerris thoracicus	Enochrus melanocephalus

Was die Verteilung der Arten der verschiedenen ökologischen Gruppen auf die einzelnen Zonen des Untersuchungsgebietes betrifft,

sei auf Tab. 2 hingewiesen, wo der prozentuale Anteil jeder ökologischen Gruppe in den verschiedenen Zonen angegeben ist. Die Tabelle 2. zeigt ferner, wie gross die Anzahl der innerhalb jeder Zone gefundenen Arten ist.

TABELLE 2.

Zone	1	2	3	4	5	6	7
Limnoeuryhaline ..	46,6	68,1	52,9	64	74,2	70,4	50 %
Limnohypohaline	48,7	31,9	38,2	4	—	3,7	— %
Pseudohal. perihal.	—	—	—	8	8,6	3,7	16,7 %
Pseudohal. euryhal.	4,7	—	8,9	16	11,5	7,4	16,7 %
Halobiont. perihalin	—	—	—	8	5,7	14,8	16,7 %
Arten insg.	42	21	35	25	38	29	12

KAP. 8. VERZEICHNIS DER IN DER POJO-WIEK UND IM SCHÄRENARCHIPEL VON EKENÄS IM MEERE GEFUNDENEN KÄFER UND WANZEN.

Coleoptera

Fam. *Haliplidae*

Mehrere Arten der Gattung *Haliplidae* sind seit langer Zeit als Meeresbewohner bekannt. Henriksen hebt hervor (1934), dass alle Arten haloxen sind. Eine Art scheint jedoch deutlich halobiont zu sein: *H. apicalis* Thoms., die eine beschränkte Verbreitung an den Küsten der Nordsee-Küste aufweist. Bezüglich der Verbreitung an den Küsten Finnlands — und wohl auch in den sonstigen nördlichen Teilen des Ostseegebietes — verhalten sich einige *Haliplus*-Formen anders als in den südlicheren Teilen des genannten Gebietes. Wie ich

früher gezeigt habe (1931), kommen die Arten *H. obliquus* Fabr. und *flavicollis* Sturm. bei uns nur im Meere, in südlicheren Teilen ihres Verbreitungsgebietes dagegen sowohl im Salz- wie im Süsswasser vor. Die Ursache der halobionten Natur der genannten *Haliplus*-Arten in den nördlichen Teilen der Ostsee ist entweder in ernährungsökologischen oder in klimatischen Faktoren zu suchen (siehe LINDBERG, 1931, S. 157 und oben S. 548). Ähnlich wie *H. obliquus* und *flavicollis* verhalten sich *H. immaculatus* Gerh. und *confinis* Steph. var. *pallens* Fowl. Auch diese kommen in Finnland nur im Brackwasser, südlicher, z. B. in Dänemark (HANSEN, 1930) und in Deutschland (REITTER, 1908) auch im Süsswasser vor.

1. *Haliplus obliquus* Fabr. Pseudohalobiont, euryhalin. Die Art tritt an Ufern mit sand- und lehmhaltigem Boden auf, wo sie in den *Chara*-Beständen ausserhalb des Phragmitetums vorkommt. Geeignete Standorte findet sie vorzugsweise innerhalb der äusseren Schärenarchipelzone, wo sie jedoch selten ist. In Krogarviken und im westlichen Teil von Byviken gefunden. — Auch ihre Wirtspflanze *Chara ceratophylla* ist (CEDERCREUTZ, 1932, S. 244) in den nördlichen Teilen des Ostseegebietes halobiont. An den Küsten Finnlands ist die *Haliplus*-Art bisher nur in den südwestlichen Teilen angetroffen worden. *Chara ceratophylla* ist etwas weiter nach N — bis Solf (Oa) — und etwas weiter nach E — bis Fredrikshamn (Ka) — verbreitet. — Verbreitung: Europa. — Funde im oder am Meere: SW-Finnland (HELLÉN, 1916, LINDBERG, 1934); N-Estland, Salzwassertümpel dicht am Meeresufer (LINDBERG, 1934); N-Deutschland, Greifswald, Teich mit Zufluss von salzigem Wasser (Salzgehalt 1—4 %) (STAMMER, 1928). — In Binnenlandsalinen: Deutschland, Mansfeld und Stassfurth (Schaum, 1843).

2. *H. confinis* Steph. var. *pallens* Fowl. Pseudohalobiont. Die Art lebt an niedrigen Ufern mit feinem Sand, ausschliesslich oder hauptsächlich auf *Chara aspera*. Diese Standorte, offene, ziemlich vegetationslose Ufer sind meist in den äusseren Zonen vorhanden. So liegt kein einziger Fund aus der Pojo-Wiek und nur ein einziger aus dem Küstengebiet vor. Dagegen ist sie von mir auf 2 Stellen in der inneren, auf 3 in der äusseren Schärenzone und an der äusseren Küste sowie auf einer Stelle in der Meereszone festgestellt worden, an jeder Stelle jedoch nur in geringer Anzahl. — Während die Nominatform von *H. confinis* eine ziemlich weite Verbreitung in S- und Mittel-Finnland hat, jedoch nur im Süsswasser vorkommt, ist die var. *pallens* bei uns auf das Brackwasser beschränkt. Die Wirtspflanze der Varietät wurde hauptsächlich nur im Meere angetroffen (nach CEDERCREUTZ, l. c. im

Bottnischen Meerbusen bis Solf (Oa), im Finnischen Meerbusen bis zur Karelischen Landenge). Über die Ökologie von var. *pallens* in anderen Gegenden liegen keine Angaben vor. *H. confinis* Steph. ist aber nach der Literatur an mehreren Stellen im Meere gefunden worden. — Verbreitung von var. *pallens:* In Seen in Norddeutschland (Horion, 1935) und in England. Verbreitung von *H. confinis:* f. typ. mit varr. Europa, Sibirien. Funde im oder am Meere: Finnland, in Brackwasserlachen (»Seetangtümpel») (Metsävainio, 1922); SW-Finnland, Täcktom, im Meere (Lindberg, 1932); N-Estland, auf niedrigen Meeresufern (Lindberg, 1934); N-Deutschland, oligohaliner Teil des Kurischen Haffs (Szidat, 1926); Greifswald, Teich mit Zufluss von salzigem Wasser, Salzgehalt 1—4 ‰ (Stammer, 1928); Dänemark, Salzwasser (Hansen, 1930). Im Ringköbing-Fjord ist sie bei einem Salzgehalt zwischen 1 und 14 ‰ gefunden worden, u. a. in *Chara*-Beständen (Henriksen, 1934). — In Binnenlandsalinen: Deutschland, Mansfeld, Stassfurth (Schaum, 1843), Jerxhaim in Braunschweig (Wohnschaffe, 1861).

3. *H. ruficollis* De G. Limnohypohalin. Von dieser in süssem Wasser häufigen Art liegen Exemplare nur aus dem innersten Teil der Pojo-Wiek (Skuru) ausserhalb von Flussmündungen vor, wo die Art in ziemlich grosser Menge in seichtem Wasser innerhalb eines mächtigem Phragmitetums auftritt. — Mit dem Vorbehalt, dass die Bestimmung wahrscheinlich nicht richtig ist, führe ich die Angabe Metsävainios (1922) an, dass die Art sowohl in seichten Meeresbuchten als in Brackwasserlachen vorkomme. Auch ist die Art von Levander (1902) im Meere (Esbo-Lövö) gefunden worden. Sonstige Angaben über das Vorkommen der Art im Meere fehlen. Dagegen ist sie von Schaum (1843) für die Binnenlandsalinen in Mansfeld und Stassfurth festgestellt worden.

4. *H. Heydeni* Wncke. Limnohypohalin. Nur an einer Stelle im äusseren Teil der Pojo-Wiek (Baggby). Die im südlicheren Teil Finnlands (Harald Lindberg, Manuskript) sowie in ganz Europa verbreitete Art ist früher nicht in Salzwasser festgestellt worden.

5. *H. immaculatus* Gerh. Pseudohalobiont, euryhalin. Diese Art ist an vegetationsreichen Ufern heimisch, wo sie in der Nähe des Strandes innerhalb des Phragmitetums auftritt, und zwar an mehreren Stellen dominierend. Sie ist in allen Zonen mit Ausnahme der Meereszone festgestellt worden, scheint aber hauptsächlich in der äusseren Schärenzone vorzukommen. Hier ist sie an allen Stellen angetroffen worden, an 3 als dominante oder influente Art. *H. immaculatus* ist in Finnland nicht in Süsswasser gefunden worden, die Art gehört somit offenbar zu derselben Gruppe wie *H. obliquus* und *H. lineatus* v. *pallens*. Falkenström fand die Art bei Stockholm (1926) im Meere, wo ihre

Larve auf *Cladophora* und *Enteromorpha* lebte. Ich habe nicht entscheiden können, auf welchen Algen sie in meinem Untersuchungsgebiet lebt. Verbreitung: Europa, Sibirien. Funde im oder am Meere: S-Finnland, im Meere bei Esbo-Lövö (LEVANDER, 1901); Åland, oft in salzigem Wasser (LINDBERG, 1924); N-Estland, sowohl im Meere selbst wie in Brackwasserlachen auf dem Meeresstrande (LINDBERG, 1934); Mittel-Schweden, Stockholm (siehe oben) (FALKENSTRÖM, 1926); N-Deutschland, Greifswald, Teich mit Zufluss von salzigem Wasser, Salzgehalt 1—4 ‰ (STAMMER, 1928); Dänemark (HANSEN, 1930). Ryckfluss, äusserer Teil (5,84—6,71 ‰) sowie in der Ostsee selbst, Dänische Wiek (6,83 ‰) (STAMMER, l. c.). Binnenlandsalinen: Oldesloe (3 bzw. 8—11‰) (BENICK, 1926).

6. *H. flavicollis* Sturm. Pseudohalobiont, perihalin. Die Art gehört zu den äusseren Zonen, wo sie auf sand- und lehmhaltigem Boden lebt. Höhere Vegetation kommt auf solchen Standorten spärlich vor. Die *Haliplus*-Art ist sowohl ausserhalb des Phragmitetums wie innerhalb desselben angetroffen worden. Auf jenen Stellen lebt sie wahrscheinlich auf irgendeiner *Chara*-Art, auf diesen auf einer *Cladophora*. Mit *H. confinis* v. *pallens* geht sie am längsten nach aussen in die Schären. Bei Långskär in der Meereszone kommt sie vor, ebenso in Krogarviken in der äusseren Schärenzone. Die halobionte Natur von *Haliplus flavicollis* an den Küsten Finnlands ist von mir früher festgestellt worden. In den südlichen Teilen ihres Verbreitungsgebietes ist die Art fast gänzlich ein Süsswassertier. — Verbreitung: Europa, Sibirien. Funde im oder am Meere: SW- und S-Finnland (LINDBERG, 1934); Åland (LINDBERG, 1924); N-Deutschland, Greifswald, in einem Teich mit Zufluss von Meereswasser (Salzgehalt 1—4 ‰) (STAMMER, 1928). Binnenlandsalinen: Mansfeld und Stassfurth (SCHAUM, 1843).

Fam. *Dytiscidae*

7. *Noterus crassicornis* Müll. Limnohypohalin. In der Pojo-Wiek ist sie auf geeigneten Standorten eine dominante Art. Ausserdem ist sie an einer Stelle im Küstengebiete, allerdings nur in einem Exemplar, festgestellt worden. *N. crassicornis* kommt in Meeresbuchten mit reicher Vegetation im Phragmitetum vor. Dass die Art jedoch in stark salzigem Wasser leben kann, zeigt USSINGS Angabe (1918) über das Vorkommen derselben im Randersfjord (Dänemark) (Salzgehalt an der Oberfläche 12 ‰, am Boden 18,9 ‰). Ausserdem wird sie von SZIDAT (1926) aus dem oligohalinen Teil des Kurischen Haffs angeführt. Sonst ist die in Europa und Sibirien verbreitete Art nicht im Salzwasser festgestellt worden.

8. *N. clavicornis* De G. Euryhaliner Pseudohalobiont. Auch diese Art ist von vegetationsreichen Ufern mit Phragmitetum abhängig. In der Pojo-Wiek ist sie bisher nicht angetroffen worden. Sie ist eine Charakterart der vegetationsreichen Ufer der mittleren Zone, besonders der Küstenzone. Hier berühren einander die Verbreitungsgebiete der beiden *Noterus*-Arten, an einer Stelle (Gullö, Küstenzone) sind sogar beide Arten nebeneinander gefunden worden. In der äusseren Schärenarchipelzone ist sie nur an einer Stelle (Krogarvik) festgestellt worden, an der Südküste der Landspitze Hangö Udd sowie in der Meereszone fehlt sie. In dem heute nur durch einen Bach mit dem Meere in Verbindung stehenden »Gloet» bei Tvärminne kommt sie konstant vor. Folgende Funde von den Küsten Finnlands liegen vor: Al. Ekerö (Lindberg); N. Ekenäs (U. Saalas), Sibbo (Stenius). In den südlicheren Teilen des Verbreitungsgebietes ist die Art nur als haloxen zu betrachten. Sie stimmt somit bezüglich ihrer Verbreitung mit den *Haliplus*-Formen *confinis v. pallens, immaculatus* usw. überein. Die Verbreitung der karnivoren *Noterus*-Art beruht offenbar auf klimatischen Ursachen (vgl. oben S. 548). Verbreitung: Nord-Europa und Mittelmeergebiet. Funde im Meere: N-Deutschland: oligohaliner Teil des Kurischen Haffs (Szidat, 1926). Binnenlandsalinen: Oldesloe (3 ‰) (Benick, 1926).

9. *Bidessus unistriatus* Schrk. Limnoeuryhalin. Die in Europa weit verbreitete Art liegt von 2 Stellen der äusseren Schärenzone vor (Rezedente). Die Art ist früher von Hansen (1930) im Meere (Dänemark) festgestellt worden.

10. *Coelambus impressopunctatus* Schall. Limnoeuryhalin. Diese Art ist nur an wenigen Stellen gefunden worden, auf einer allerdings als dominante Art (Dorf Tvärminne), auf 2 anderen — im innersten Teil der Pojo-Wiek und in der äusseren Schärenzone – nur in einem Exemplar. Beim Dorfe Tvärminne ist das offene Ufer niedrig und sand- und lehmhaltig (Salzgehalt 5,54 ‰). Ähnlich beschaffen ist der Strand bei Täcktom, ebenso in der äusseren Küstenzone, wo die betreffende Art in 4 Exemplaren gesammelt wurde. An beiden Stellen kam *C. impressopunctatus* in Gesellschaft von *Laccobius minutus* und *decorus* vor. In der Gegend von Tvärminne ist die Art im Süsswasser sehr selten, in dem Glo bei Tvärminne kommt sie regelmässig vor. — Verbreitung: Europa, Asien. Funde im oder am Meere: S-Finnland, Brackwasserlachen (»Seetangtümpel») (Metsävainio, 1922); N-Estland, Wasseransammlung nahe am Meere mit schwach salzigem Wasser (Lindberg, 1934). Dänemark, im Meere (Hansen, 1930), im Ringköbing-Fjord (11 ‰) (Henriksen, 1934).

11. *Hygrotus inaequalis* Fabr. Limnoeuryhalin. Diese sehr verbreitete Art tritt innerhalb des Untersuchungsgebietes als Charakter-

art der niedrigen Ufer mit dichten Phragmiteta der mittleren Zonen auf. Sie kommt jedoch auch auf geeigneten Standorten — mehr vereinzelt — in den inneren Zonen vor. Auf offenen Ufern mit weniger Vegetation findet man sie selten. Aus der äusseren Küstenzone liegen im ganzen nur 2 Exemplare vor, in der Meereszone fehlt sie gänzlich. Bei Västerby (Küstenzone) tritt sie als Influente, bei Bysundet und Klobbvillan (äussere Schärenzone) als Dominante auf. — Verbreitung: Ganze paläarktische Region. Funde im oder am Meere: N-Estland, Brackwasserlachen nahe am Meere (LINDBERG, 1934). Mittel-Schweden (FALKENSTRÖM, 1922). N-Deutschland, Greifswald, Teich mit Zufluss von Salzwasser (1—4 ‰) sowie im Meere selbst (Dänische Wiek) (STAMMER, 1928). Dänemark, im Meere (HANSEN, 1930), im Ringköbing-Fjord (11 ‰) (HENRIKSEN, 1934). England (KEYS, 1928). Binnenlandsalinen: Oldesloe (8 und 11 bzw. 3 ‰ Salz) (BENICK, 1926).

12. *H. versicolor* Schall. Limnohypohalin. Als dominante Art tritt sie bei Spakanäs (innere Zone der Pojo Wiek) auf einem sandigen Ufer mit spärlicher Vegetation, hauptsächlich *Polygonum amphibium* auf. Wo die Art an Ufern mit reicher Vegetation — dichtem Phragmitetum — gefunden ist, tritt sie als rezedente Art auf. — Verbreitung: Europa, Sibirien. Die Art ist nicht früher vom Meere angegeben.

13. *Hydroporus erythrocephalus* L. Limnoeuryhalin. Nur aus den äusseren Zonen, und zwar überall als rezedente Art. Bei uns weit verbreitet und häufig im Süsswasser, bisher nicht als Salzwasserbewohner angegeben.

14. *H. palustris* L. Limnoeuryhalin, häufig in Süsswasser. An reich bewachsenen Ufern der inneren Zone. Bei Skuru im innersten Teil der Pojo-Wiek als Influente, bei Gullö in der Küstenzone als Rezedente. Verbreitung: Europa, Sibirien. Funde im oder am Meere. S-Finnland, Brackwasserlachen (METSÄVAINIO, 1922). N-Estland, Brackwasserlachen (LINDBERG, 1934). N-Deutschland, Dänische Wiek (6,83 ‰ Salz) (STAMMER, 1928). Binnenlandsalinen: Jerxheim in Braunschweig (38,756—61,831 ‰) (SCHMIDT, 1913). Oldesloe (BENICK, 1926).

15. *H. incognitus* Shp. Limnoeuryhalin. Die sehr seltene Art liegt in einem Exemplar von Gullö (Küstenzone) sowie in 2, in verschiedenen Jahren gesammelten Exemplaren vom Dorf Tvärminne (5,54 ‰, äussere Küstenzone) vor. Sie scheint sehr eurytop zu sein; in Skandinavien ist sie in kleinen Wasseransammlungen im Binnenland angetroffen (HANSEN, 1930) worden; bei uns ist sie u. a. in Jorois (Sb) in einem kleinen See festgestellt worden (P. H. LINDBERG). Verbreitung: Nord- und West-Europa. Steiermark.

16. *H. striola* Gyll. Limnoeuryhalin. 1 Exemplar von Baggby (0,82 ‰ Salz) im äusseren Teil der Pojo-Wiek. FALKENSTRÖM fand

(1922) die Art in Meeresbuchten bei Stockholm, HANSEN (1930) führt sie vom Meere (Dänemark) an. Weit verbreitete und im Süsswasser häufige Art.

17. *H. tristis* Payk. Limnoeuryhalin? Nur ganz vereinzelt auf den verschiedenen Stellen vorkommend, bis zu 6,08 ‰ Salz. Sowohl an vegetationsreichen wie an offenen vegetationsarmen Ufern. Von FALKENSTRÖM (1922) von Meeresbuchten bei Stockholm und von HANSEN (1930) an der dänischen Küste angegeben.

18. *H. planus* Fabr. Limnohypohalin? 1 Stück von Skuru (0,14 ‰ Salz) im innersten Teil der Pojo-Wiek. Weit verbreitete Süsswasserart, die jedoch in den Binnenlandsalinen bei Oldesloe (BENICK, 1926) in 8—11 ‰ Salzwasser angetroffen ist.

19. *H. umbrosus* Gyll. Limnoeuryhalin. Gemeine Süsswasserart, die in einzelnen Stücken an niedrigen, vegetationsarmen Ufern in der äusseren Schärenarchipelzone angetroffen ist, bei Bönholmen (5,59 ‰) und beim Dorfe Tvärminne (5,54 ‰). Früher nur von SZIDAT (1926) vom Meere (oligohaliner Teil des Kurischen Haffs) angegeben.

20. *H. melanarius* Sturm. Limnohypohalin. Ein Stück des vegetationsreichen Ufers in der Küstenzone (Gullö, 2,48 ‰ Salz). Nicht früher im Salzwasser gefunden, im Süsswasser dagegen weit verbreitet.

21. *H. nigrita* Fabr. Limnohypohalin? Ein einzelnes Exemplar von vegetationsreichem Ufer bei Gullö (2,94 ‰ Salz). Weit verbreitet im Süsswasser. Von HANSEN (1930) von der dänischen Küste angegeben.

22. *Deronectes depressus* F. Limnoeuryhalin. Die Art ist häufig im Süsswasser und liebt vegetationsarme, sandige oder sand- und lehmhaltige Ufer. Sie kommt überall im Salzwasser fort. Sie tritt regelmässig (auch in den Larvenstadien) auf geeigneten Standorten im Untersuchungsgebiet bis zur äusseren Küstenzone (6,08 ‰) auf. Im innersten Teil der Pojo-Wiek fehlen geeignete Standorte, in der äusseren Schärenzone sowie in der äusseren Küstenzone ist sie auf mehreren Stellen gesammelt worden. Verbreitung: Nord- u. Mittel-Europa, Sibirien. Funde im oder am Meere: S-Finnland: Esbo-Lövö (4,92 ‰) (LEVANDER, 1902). Die Angabe METSÄVAINIOS (1922), dass die Art an den Küsten Finnlands speziell in Brackwasserlachen (»Seetangtümpel») vorkomme, ist unrichtig, nur ausnahmsweise tritt sie in solchen auf. Åland, häufig im Meere (LINDBERG, 1924). N-Estland, sowohl im Meere (4,94—6 ‰) wie in einer Wasseransammlung mit salzigem Wasser nahe am Meere (LINDBERG, 1934). Mittel-Schweden, Dalarö bei Stockholm, im Meere (FALKENSTRÖM, 1922). Dänemark, Randers-Fjord (1,6 ‰) (USSING, 1918), Ringköbings-Fjord (bis zu 9 ‰ Salz) (HENRIKSEN, 1934).

23. *Platambus maculatus* L. Limnoeuryhalin. An recht offenen sandigen oder steinigen Ufern. Bei Spakanäs (0,64 ‰ Salz) in der innersten Zone, wo das sandige niedrige Ufer nur spärliche Vegetation aufweist, tritt sie als Influente auf, bei Källviken (3,57 ‰ Salz) in der Küstenzone mit fast vegetationslosem Ufer war sie die einzige Art. In nächster Nähe der Stelle Klobbvillan in der äusseren Schärenzone wurde die Art auf einem sandigen Ufer angetroffen, so auch bei einer Insel, Rovholmen, ausserhalb der letztgenannten Stelle. Bei jener Stelle ist der Salzgehalt 5,97 ‰, bei dieser über 6 ‰. Verbreitung: Europa. Funde im oder am Meere: S-Finnland, Esbo-Lövö (4,92‰ Salz) (LEVANDER, 1902). Die Angabe METSÄVAINIOS (1922), dass *Platambus maculatus* typisch für Brackwasserlachen (»Seetangtümpel» an den Küsten Finnlands sei, ist wie für die vorige Art ganz unrichtig und beruht vielleicht auf einem einzigen Funde. FALKENSTRÖM hat die Art für die Stockholmer Schären, Dalarö (1922) nachgewiesen. Weitere Fundorte: Dänische Küste (HANSEN, 1930), Binnenlandsalinen: Westfalen (7,092 ‰) (SCHMIDT, 1913).

24. *Agabus bipustulatus* L. Limnoeuryhalin. Die in verschiedenartigen süssen Gewässern häufige und weit verbreitete Art ist nur in einzelnen Exemplaren angetroffen worden. Höchster Salzgehalt 5,54 ‰ beim Dorfe Tvärminne in der äusseren Küstenzone. Binnenlandsalinen: Die Salzwässer Westfalens (6,002—7,979 ‰ Salz). (SCHMIDT, 1913) Einville in Lothringen (BRIQUEL, 1881).

25. *Ilybius fuliginosus* F. Limnoeuryhalin. Die im Untersuchungsgebiet häufigste Art der Gattung, die jedoch auf allen Fundstellen nur als Rezedente auftritt. Aus den innersten Zonen liegt sie nicht vor, dagegen ist sie regelmässig an vegetationsreichen Ufern der mittleren Zonen angetroffen worden. Verbreitung: Europa, Sibirien. Funde am Meere: Brackwasserlachen (»Seetangtümpel») (METSÄVAINIO, 1922). Die Angabe METSÄVAINIOS, dass die Art für Brackwasserlachen »spezifisch» sei, kann ich nicht zustimmen. In den Küstengebieten S-Finnlands ist sie charakteristisch für die vegetationsreichen Meeresufer. N-Deutschland, Greifswald, in einem Teich mit 1—4 ‰ Salz. Dänische Küste (HANSEN, 1930). Binnenlandsalinen: Oldesloe (7—16 ‰ Salz) (BENICK, 1926).

26. *I. subaeneus* Er. Limnohypohalin. Ein Exemplar von Hagen (2,02 ‰) und 1 Exemplar von Gullö (2,48 ‰) in der Küstenzone. Häufige Süsswasserart, die nicht früher für Salzwasser nachgewiesen worden ist.

27. *I. ater* De G. Limnoeuryhalin, Vereinzelt im innersten Teil der Pojo-Wiek sowie bei Gullö und in der Bucht Bysundet (5,60 ‰ Salz) in der äusseren Schärenzone. Früher noch nicht von Salzwasser nachgewiesen.

28. *I. obscurus* Mann. Limnohypohalin. Ein einziges Exemplar im innersten Teil der Pojo-Wiek (Skuru, 0,14 ‰). FALKENSTRÖM gibt (1922) sie für Meeresbuchten bei Dalarö an, HANSEN (1930) für die Dänische Küste. HENRIKSEN (1934) für den Ringköbing Fjord (8 ‰).

29. *I. guttiger* Gyll. Limnoeuryhalin. Wie bei den übrigen Arten der Gattung vereinzelte Exemplare angetroffen. Bei Baggby am äusseren Teil der Pojo-Wiek (0,82 ‰) und auf 2 Stellen in der äusseren Schärenzone (5,54 bzw. 5,59 ‰). Die Art ist nicht früher als Salzwasserbewohner nachgewiesen worden.

30. *I. aenescens* Thoms. Limnoeuryhalin. Vereinzelt in den mittleren Zonen, auf einer Stelle sogar in der äusseren Küstenzone (5,54 ‰ Salz). Bisher nicht im Salzwasser gefunden.

31. *I. angustior* Gyll. Limnohypohalin. 2 Exemplare im innersten Teil der Pojo-Wiek (Skuru, 0,14 ‰) und 1 Exemplar bei Hagen in der Küstenzone (2,02 ‰ Salz). Dass die Art in der Pojo-Wiek konstant vorkommt, zeigen von mir dort schon im Jahre 1925 gemachte Funde dieser Art. Sie kommt in Finnland hauptsächlich im Norden vor, im Gebiet von Lojo fehlt sie. Im Salzwasser ist sie früher noch nicht gefunden worden.

32. *Rhantus suturellus* Harr. Limnoeuryhalin. Henriksberg (4,47 ‰ Salz) in der äusseren Küstenzone und Storlandet in der Meereszone (6,71 ‰ Salz), von beiden Stellen nur 1 Exemplar. Ein zufälliges Vorkommen in Brackwasserlachen (»Seetangtümpel») an den Küsten Finnlands wird von METSÄVAINIO (1922) angegeben. FALKENSTRÖM (1922) fand die Art in den Stockholmer Schären in Meeresbuchten und HANSEN (1930) führt sie von der dänischen Küste an.

33. *R. exoletus* Forst. Limnohypohalin. Rezedent. Skuru im innersten Teil der Pojo-Wiek (0,14 ‰) und Gullö in der Küstenzone (2,48 ‰ Salz) Die Art ist früher noch nicht im Salzwasser gefunden worden.

34. *Colymbetes striatus* L. Limnohypohalin. Ein einziges Exemplar von vegetationsreichem Ufer beim Pfarrhaus in Pojo (0,30 ‰ Salz). METSÄVAINIOS Angabe (1922), dass die Art charakteristisch für Brackwasserlachen (»subsalse, adlitoral liegende Felsentümpel, die bei sehr hohem Wasserstande im Bereich der Spritzzone sind») sei, wird durch meine Erfahrungen nicht gestützt. Sonstige Funde im Meere: Dänische Küste (HANSEN, 1930).

35. *Graphoderes zonatus* Hoppe. Limnoeuryhalin. 1 Exemplar wurde in der Meereszone bei Långskär (über 6 ‰ Salz) angetroffen. Das Vorkommen der Art in so salzigem Wasser ist sicherlich ganz zufällig, sie ist bisher noch nicht im Salzwasser gefunden worden.

36. *Macrodytes marginalis* L. Limnoeuryhalin. Aus der inneren Schärenzone (Notholm, 4,92 ‰ Salz) liegt 1 Exemplar vor, ebenso aus

der äusseren (Klobbvillan, 5,97 ‰ Salz). Die Funde dieser Art im Meere können zufällig sein. Dass sie sich jedoch in ziemlich salzhaltigem Wasser fortpflanzen kann, zeigt ein von mir gemachter Fund einer Larve bei Nothamn in dem äusseren Schärenzone etwa 2 Meilen E von meinem Untersuchungsgebiete. Wie Versuche ergeben haben (siehe S. 517), kann der stark chitinisierte Käfer unbegrenzt lange in Salzwasser mit 31 ‰ Salz leben, die Larven sterben aber nach 17 Stunden in 30,46 ‰ NaCl-Lösung (PLATEAU, 1870), Sonstige Funde im oder am Meere: S-Finnland, Esbo-Lövö (LEVANDER, 1901). N-Deutschland, Greifswald, Teich mit Zufluss von salzigem Wasser (1—4 ‰ Salz) (STAMMER, 1928).

37. *Macrodytes circumcinctus* Ahr. Limnoeuryhalin. Ein Exemplar wurde von LEVANDER (1926) in der äusseren Schärenzone (Klobbvillan) des Untersuchungsgebietes gefunden. Die Art ist nicht früher im Meere gefunden worden.

Gyrinidae

38. *Gyrinus marinus* Gyll. Limnoeuryhalin. Ein einziges Exemplar von einem vegetationsreichen Ufer bei Odensö (4,60 ‰ Salz) in der inneren Schärenarchipelzone. Sonstige Funde im Meere: S-Finnland, Esbo-Lövö (4,5—5 ‰ Salz) (LEVANDER, 1902). METSÄVAINIOs Angabe (1922), dass *G. marinus* eine Charakterart der seichten Meeresbuchten sei, ist unrichtig, er hat sich wahrscheinlich in dem Artnamen des Käfers geirrt. Ausserdem wird die Art von METSÄVAINIO (l. c.) für Brackwasserlachen (»Seetangtümpel») angegeben. Dänemark: Ringköbings-Fjord (6,5 ‰ Salz) HENRIKSEN, 1934). England (KEYS, 1918). Binnenlandsalinen, Oldesloe in 3 ‰ Salz (BENICK, 1926).

39. *G. distinctus* Aubé. Limnoeuryhalin. Die häufigste *Gyrinus*-Art innerhalb des Untersuchungsgebietes, kommt wie die übrigen Arten hier nur vereinzelt vor. Sie liegt von Spakanäs im inneren Teil der Pojo-Wiek (0,64 ‰ Salz) und von der inneren und äusseren Schärenarchipelzone (Kallvassa, 5,95 ‰) vor. Nicht früher als Salzwasserbewohner angegeben.

40. *G. natator* L. Limnoeuryhalin. Beim Dorfe Tvärminne in der äusseren Küstenzone wurden 4 Exemplare gefunden; der Salzgehalt beträgt hier 5,54 ‰ Im inneren Teile des Untersuchungsgebietes fand ich sie nicht. Sonstige Funde im oder am Meere: S-Finnland. METSÄVAINIO gibt (1922) die Art für Brackwasser (»Seetangtümpel») an. N-Deutschland, Dänische Wiek (6,83 ‰) (STAMMER, 1928). Binnenlandsalinen: Salzwässer Westfalens (78,780 ‰ Salz) (SCHMIDT, 1913).

41. *G. bicolor* Payk. Limnohypohalin. Zusammen mit *G. distinctus* bei Spakanäs (0,64 ‰) im inneren Teil der Pojo-Wick. Nicht früher als Salzwasserbewohner angegeben.

42. *G. minutus* Fabr. Limnohypohalin. Auch diese Art liegt nur in einem einzigen Exemplar vor: Wästerby (2,08 ‰) in der Küstenzone. Auch sie hier zum ersten Mal als Salzwasserbewohner angegeben.

Fam. *Hydrophilidae*

43. *Ochtebius marinus* Payk. Halobiont, perihalin. Die Art liegt nur von einer einzigen Stelle vor: Täcktom in der äusseren Küstenzone. Hier kommt sie als Influente an sehr niedrigen Ufern vor (Salzgehalt 6,08 ‰). In kleinen Tümpeln am Ufer, die nach Hochwasser zurückgeblieben waren und 7,34 ‰ salziges Wasser enthielten, fand ich die Art in sehr grosser Menge. Abends fliegt sie in grossen Scharen am Ufer umher. Wie *Berosus spinosus* (siehe unten) ist *O. marinus* eine standortsfeste Charakterart niedriger stark salzdurchtränkter Ufer. In den übrigen Teilen des Untersuchungsgebietes findet die Art keine geeignete Standorte, an den niedrigen Ufern bei Syndalen (innere Schärenzone), beim Dorf Tvärminne und bei Henriksberg (äussere Küstenzone) hindert wohl der verhältnismässig geringe Salzgehalt das Fortkommen der Art. Bei uns scheint sie auch nur an Ufern mit ziemlich stark salzigem Wasser vorzukommen; sie ist bisher nur an den südwestlichen Küsten angetroffen worden, am östlichsten bei Helsingfors. Aus anderen Gegenden liegen zahlreiche Angaben über das Vorkommen der Art in Salzwasser vor. In Estland, Insel Rågö fand ich sie in einem Tümpel auf dem offenen Alvar (1934). Wahrscheinlich war der Käfer zufällig in den Süsswassertümpel gelangt. Bezüglich sonstiger Funde im Meere sowie Binnenlandsalinen verweise ich auf v. LENGERKENS Zusammenstellung (1929), wo ausführliche Angaben zu finden sind.

44. *Helophorus brevipalpis* Bed. Limnoeuryhalin. An lehmigen, vegetationsreichen Ufern in der Pojo-Wiek, an einer Stelle (Skuru, 0,14 ‰ Salz) als Influente. Ausserdem liegt ein Stück vom vegetationsarmen Ufer bei Täcktom (6,08 ‰) in der äusseren Küstenzone vor. STAMMER (1928) gibt sie für einen Teich (bei Greifswald) an, der im Zusammenhang mit dem Meere steht (1—4 ‰ Salz). In Binnenlandsalinen (Westfalen) wird die Art sogar im Wasser mit 6,309—61, 831 ‰ Salzgefunden (SCHMIDT, 1913). BENICK fand (1926) sie bei Oldesloe in Wasser mit 5,6—26 ‰ Salz).

45. *H. granularis* L. Limnoeuryhalin. Die häufigste Art der Gattung im Untersuchungsgebiet; sie liegt von mehreren Stellen — immer

als Rezedente der inneren und mittleren Zonen vor, in der äusseren Schärenzone im Wasser mit bis zu 5,97 ‰ Salz. Funde im oder am Meere: N-Deutschland, Greifswald, Teich mit Zufluss von Meereswasser (1—4 ‰ Salz) (STAMMER, 1928) sowie Dänische Wiek (6,83 ‰). Binnenlandsalinen: Salzwässer Westfalens (20,901—23,890 ‰) (SCHMIDT, 1913). Oldesloe (7—11 ‰) (BENICK, 1926).

46. *H. viridicollis* Steph. Limnoeuryhalin. Von niedrigen Ufern bei Bönholmen (5,59 ‰) in der äusseren Schärenarchipelzone sowie von ähnlichen Ufern bei Täcktom (6,08 ‰) in der äusseren Küstenzone. Zusammen mit *H. minutus* Fabr. (*griseus* Hbst.) wurde sie ferner in Tümpeln mit 7,34 ‰ Salz auf dem niedrigen Ufer bei Täcktom gefunden. Ich habe die Art (1925) im Meere (Åland) gefunden. HANSEN gibt (1930) diese beiden *Helophorus*-Arten für das Meer an der dänischen Küsten an. SCHMIDT fand sie (1913) in den Salzwässern Westfalens in 17,430—23,523 ‰ Salz.

47. *Anacaena limbata* F. Limnoeuryhalin. Einzeln, sowohl in der innersten Zone (Skuru, 0,14 ‰) wie in den äusseren. Sie ist an 4 Stellen im der äusseren Schärenzone und an einer Stelle (Täcktom) in der äusseren Küstenzone gefunden worden. Sonstige Funde im oder am Meere: S-Finnland, Brackwasserlachen (»Seetangtümpel») (METSÄVAINIO, 1922); Esbo-Lövö im Meere (4,5—5 ‰ Salz) (LEVANDER, 1901). Dänemark, im Meere (HANSEN, 1930). Binnenlandsalinen: Salzwässer Westfalens (6,309—59,408 ‰) SCHMIDT, 1913). Oldesloe (9,7—24 ‰ Salz) (BENICK, 1926).

48. *Laccobius decorus* Gyll. Halobiont, perihalin. Standortsfest an niedrigen, salzdurchtränkten, vegetationsarmen Ufern. Nach meinen Einsammlungen im Wasser, wechselnd zwischen 3,08 ‰ und 6,08 ‰ Salz. Geeignete Standorte findet die Art nur in der äusseren Schärenarchipelzone und in der äusseren Küstenzone. An allen Stellen in dieser Zone tritt die Art als Dominante auf, in jener Zone als Influente oder Rezedente. An den niedrigen Ufern der äusseren Küstenzone wird die Algenvegetation von *Ceramium diaphanum*, *Pylaiella*, *Cladophora* und *Spirogyra* gebildet. Man findet die Larve von *L. decorus* in grosser Menge in den Algenbeständen. Der innerste Fundort der Art liegt bei Sommarö; in der Meereszone fehlt die Art gänzlich, da hier keine geeigneten Standorte vorhanden sind. Das hauptsächliche Verbreitungs-Gebiet von *L. decorus* ist das Ostseegebiet und zwar der nördliche Teil desselben. Bisher ist sie aber nicht nördlicher als bei Jakobstad (Finnland, Om) und östlicher als bei Helsingfors gefunden worden. Aus dem südlichen Teil der Ostsee liegen keine Funde vor. Dagegen ist sie am Kaspischen Meer angetroffen worden (im Salzgebiet?). Folgende Fundangaben dieser sehr interessanten Art liegen vor: Åland, »sehr häufig sowohl im salzigen Wasser wie im Brack-

wassertümpeln an seichten Ufern» (LINDBERG, 1924). N-Estland, Rågö, im Meere an einem vegetationslosen Ufer sowie in Wasseransammlungen am Ufer mit schwach salzigem Wasser (LINDBERG, 1934).

49. *L. minutus* L. Limnoneuryhalin. Standortstreu an niedrigen, vegetationsarmen Ufern, in den äusseren Zonen zusammen mit der vorigen. Während die Art also an den Ufern eben genannter Art sehr zahlreich und immer als Dominante auftritt, kommt sie als Rezedent an den vegetationsreicheren Ufern, z. B. an den *Phragmites*-Ufern vor oder fehlt gänzlich. Sie ist jedoch die häufigste Käfer-Art des Untersuchungsgebietes. Sie ist auch in der Meereszone (Storlandet, 6,71 ‰ Salz) gefunden. An den seichten Ufern findet man die Larve in den Grünalgen-Beständen in grosser Menge, oft zusammen mit Larven der vorigen Art. Sonstige Funde im oder am Meere: S- Finnland Esbo-Lövö, im Meere (4,5 —5 ‰ Salz) (LEVANDER), in seichten Meeresbuchten sowie in Brackwasserlachen (»intralitorale Meerwasserbassins und Seetangtümpel») (METSÄVAINIO, 1922). N-Estland, im Meere an niedrigen Ufern (LINDBERG, 1934), Dänemark: Brackwasser (SCHIÖDTE, 1871), Randers-Fjord (Salzgehalt an der Oberfläche 5,3 ‰, am Boden 12,8 ‰) (USSING, 1918), Ringköbing-Fjord (1—6,5 ‰ Salz) (HENRIKSEN, 1934). Binnenlandsalinen: Oldesloe (7—24 ‰ Salz) (BENICK, 1926).

50. *Enochrus melanocephalus* Ol. (*bicolor* Payk.). Pseudohalobiont, an unserer Küste euryhalin. Die halobionte Natur dieser phytophagen Art beruht wie bei einigen *Haliplus*-Arten wahrscheinlich auf ernährungsökologischen Ursachen. Nach vorliegenden Angaben kann die Art in den südlicheren Teilen des Baltischen Meeresbeckens in salzigem Wasser vorkommen, ist aber dort hauptsächlich ein Süsswassertier und dort somit zu den Haloxenen zu rechnen. Ich habe die Art sowohl in der innersten Zone (Odnäs, 0,37 ‰) wie in den mittleren und sogar in der Meereszone (Långskär > 6 ‰) angetroffen. Die Art kommt im allgemeinen einzeln vor, nur bei Bysundet (5,60 ‰) tritt sie als Influente auf. Sie bevorzugt vegetationsreiche Ufer mit reicher Vegetation von Phanerogamen und Algen. — Verbreitung Europa, Algerien, Sonst. Funde im oder am Meere: Åland, »in salzigem und brackischem Wasser» (LINDBERG, 1924). N-Estland, Rågö, in Wasseransammlungen am Meeresufer mit schwach salzigem Wasser (LINDBERG, 1934). N-Deutschland, im äusseren Teil vom Ryck-Fluss (bis 6,71 ‰) (STAMMER, 1928). Dänemark, im Meere (HANSEN, 1930) Randers Fjord (Salzgehalt an der Oberfläche, 5,3 ‰ am Boden 12,8‰) (USSING, 1918). England, Brackwasser (WALSH, 1925).

51. *E. fuscipennis* Thoms. Limnohypohalin. Nur ein einziges Exemplar von einem vegetationsreichen Ufer in der inneren Küstenzone liegt vor (Västerby, 1,80 ‰). Der nächste Fundort ist Nothamn

2 Meilen E von meinem Untersuchungsgebiete. An dieser Stelle kam die Art in einem Glo, das zeitweise in Verbindung mit dem Meere steht, vor. – Verbreitung Nord- und Mittel-Europa. Sonst. Funde im oder am Meere: N-Estland, Rägö, Wasseransammlung am Meeresufer mit schwach salzigem Wasser zusammen mit *E. bicolor* und *Laccobius decorus*. N-Deutschland, Greifswald, in einem Teich mit Zufluss vom Meereswasser (1 –4 ‰ Salz), und ausserdem in der Dänischen Wiek (6,83 ‰) (STAMMER, 1928). Binnenlandsalinen: Oldesloe (9,7—24 ‰) (BENICK, 1926).

52. *E. 4-punctatus* Hbst. Limnohypohalin. Die Art liegt in einzelnen Exemplaren von vegetationsreichen Ufern im innersten Teil der Pojo-Wiek vor. (Skuru, 0,14 ‰; Odnäs, 0,37 ‰). Sie ist nicht früher vom Meere angegeben.

53. *E. Sahlbergi* Fauv. Limnoeuryhalin? Diese interessante Art (endemisch-baltisch, vgl. LINDBERG, 1931) tritt in Felsentümpeln der Schären des äusseren Schärenarchipels sowie der Meereszone auf. In meinem Untersuchungsgebiete ist sie an geeigneten Standorten häufig. Nur ein einziges Exemplar liegt vom Meere vor (Bönholmen, 5,59 ‰). Ausserdem ist sie in niedrigen Wasseransammlungen an Meeresufern angetroffen. Die Art ist nicht früher als Meeresbewohner angegeben worden.

54. *E. testaceus* F. Limnoeuryhalin, standortfest an vegetationsreichen, vor allem *Phragmites*-reichen Ufern. Die Art ist in den meisten Zonen regelmässig verbreitet, fehlt in der äusseren Küstenzone und der Meereszone, wo geeignete Standorte nicht zu finden sind. Meist tritt sie spärlich auf, nur an einer Stelle (Krogarvik in der äusseren Schärenarchipelzone, 5,54 ‰) tritt sie als Influente auf. — Verbr. Europa, Sibirien, Zentralasien. HELLÉN gibt (1928) die Art vom Meere bei Terijoki an. Sonst ist sie nicht als Salzwasserbewohner festgestellt worden.

55. *E. minutus* Fabr. Limnoeuryhalin. In allen Zonen des Untersuchungsgebietes gefunden, standortstreu an vegetationsreichen Ufern; bei Skuru im innersten Teil der Pojo-Wiek mit reichem Phragmitetum als Influente, sonst nur Rezedente. Von der äusseren Küstenzone sowie von der Meereszone liegt die Art nur von je einer Stelle (Täcktom, 6,08 ‰; bzw. Storlandet, 6,71 ‰) vor. – Verbreitung: Fast die ganze paläarktische Region. Funde im Meere: SE-Finnland, Terijoki (HELLÉN, 1928). Dänemark, Randers-Fjord (Salzgehalt an der Oberfläche 1,4 ‰ am Boden 1,6 ‰). (Ussing. 1918)

56. *Chaetarthria seminulum* Hbst. Limnoeuryhalin. Ein einziger Fund bei Jofskär in der äusseren Schärenzone. BENICK führt (1926) die Art von Binnenlandsalinen bei Odesloe (3—26 ‰ Salz) an.

57. *Berosus spinosus* Stev. Halobiont, perihalin. Wie *Ochtebius*

marinus lebt diese Art an niedrigen salzdurchtränkten Ufern. Der einzige für die standortfeste Art geeignete Standort ist das niedrige Ufer bei Täcktom in der äusseren Küstenzone (Salzgehalt 6,08 ‰), wo sie als Influente zusammen mit obengenannter Art sowie mit *Laccobius decorus* vorkommt. Sie wurde auch in Tümpeln (Salzgehalt 7,34 ‰), die nach einer Hochwasserperiode zurückgeblieben waren, in grosser Menge angetroffen. Verbreitung: In Finnland nur an den südwestlichsten Küsten sowie im Lojo-See, wovon ein einziges Exemplar vorliegt. (27. 8. 1932, leg. Harald Lindberg) Sonst in verschiedenen Teilen von Europa, in West- und Zentralasien. Funde im oder am Meere: Åland, in Wasseransammlungen dicht am Meeresstrande (LINDBERG, 1934, 1925). Dänemark, vorzugsweise in Brackwasser (HANSEN, 1930), Ringköbing-Fjord, 8—11,5 ‰ (HENRIKSEN, 1934) Amager Strand, Strandmöllen, Knudshoved und ausserdem in Damhussö (Süsswasser) (HENRIKSEN, l. c.). Binnenland-salinen: Mansfeld und Stassfurth (AHRENS, 1833). Braunschweig, Jerxhain (WOHNSCHAFFE, 1861). Frankreich, Dieuze (LEPRIEUR, 1845), Lothringen (bis zu 60 ‰ Salz) (FLORENTIN, 1899). Die Funde im Süsswasser zeigen, dass dieses ausgeprägte Salzwassertier auch zu den Halophilen gerechnet werden könnte. An den Küsten Finnlands macht es ganz den Eindruck einer halobionten Art, die in meinem Untersuchungsgebiete ein perihalines Vorkommen hat.

58. *Limnebius truncatellus* Thunb. Limnoeuryhalin. Ein einziger Fund in der äusseren Küstenzone (beim Dorfe Tvärminne, 5,54 ‰). BENICK gibt (1926) die Art von Oldesloe Salzstelle (5,6—24 ‰) an.

59. *L. truncatulus* Thoms. Limnoeuryhalin. Von dieser Art liegt ein Fund von Syndalen (3,08 ‰) in der inneren Schärenarchipelzone und ein zweiter von Långskär (> 6 ‰) in der Meereszone vor. Sie ist nicht früher als Salzwassertier angegeben.

Fam. *Dryopidae*

60. *D. auriculatus* Geoffr. Limnoeuryhalin. Als Rezedente an 2 Stellen in der äusseren Schärenarchipelzone (Krogarvik, 5,54 ‰ und Kallvassa, 5,95 ‰) sowie bei Långskär (> 6 ‰) in der Meereszone. Die Art ist nicht früher aus Salzwasser angeführt.

Fam. *Chrysomelidae*

61. *Haemonia mutica* F. Perihaline Halobionte. Die Art ist an niedrigen, sand- und lehmhaltigen Ufern der äusseren Zonen gefunden worden, am weitesten nach dem Meere zu bei Långskär (> 6 ‰). Nach allen bisher im Untersuchungsgebiete gemachten Beobachtungen

lebt die Larve an *Potamogeton filiformis*. In anderen Gegenden hat man die Art auch an anderen Wasserphanerogamen gefunden. Die sehr variable Art kommt im Baltischen Meere, in der Nordsee, im Mittelmeer sowie an den Küsten des Kaspischen Meeres vor. Bezüglich der einzelnen Fundangaben verweise ich auf v. LENGERKENS (1929) ausführliche Zusammenstellung. An den Küsten Finnlands ist die betreffende Art mehrmals im Brackwasser gefunden worden (sie liegt aus den Provinzen Al, Ab, N, Ka und Oa vor). An der Küste Estlands fand ich sie bei den Rågöar sowohl im Meere selbst wie in Wasseransammlungen auf dem Meeresufer (1934).

Hemiptera

Fam *Hebridae*

62. *Hebrus pusillus* Fall. Limnohypohalin. Dicht am Ufer innerhalb eines Phragmitetums bei Notholm (5,01 ‰) in der inneren Schärenarchipelzone. Bisher nicht als Salzwasserbewohner angegeben.

Fam. *Gerridae*

63. *Gerris rufoscutellatus* Latr. Limnohypohalin. Aus den innersten Zonen und ausserdem 1 Ex. am niedrigen Ufer beim Dorfe Tvärminne (5,54 ‰) in der äusseren Küstenzone an der Mündung eines kleinen Baches. Vom Meere sonst nur vom oligohalinen Teil des Kurischen Haffs (SZIDAT, 1926) angeführt.

64. *G. thoracicus* Schumm. Pseudohalobiont, perihalin. Eine Charakterart der äusseren Zonen, wo sie meistens die einzige Art der Oberflächensynusie ist. Nur ein Fund stammt aus der inneren Schärenarchipelzone (Syndalen, 3,08 ‰). Die Art kommt sowohl an reich bewachsenen Ufern wie an offenen vor. In Finnland sowie meines Wissens überhaupt in nördlichen Teilen des Ostseegebietes ist die Art nur im oder am Meere angetroffen worden. Ålandsinseln (LINDBERG, 1921). »In kleinen Wasseransammlungen verschiedenen Salzgehalts, an flachen und felsigen Meeresufern» (LINDBERG, 1936). Suffolk, England, in Brackwasser angetroffen (MORLEY, nach BUTLER, 1923). In Binnenlandsalinen bis zu 26 ‰ Salz, bei Oldesloe (BENICK, 1926).

65. *G. argentatus* Schumm. Limnoeuryhalin. Standortfest an dicht bewachsenen, von *Phragmites*-Beständen geschützten Ufern. An einigen Punkten der äusseren Schärenarchipelzone ist sie die dominierende Art der Wasseroberflächensynusie. In der äusseren Küstenzone sowie in der Meereszone, wo geeignete Standorte fehlen, ist die Art nicht angetroffen worden. Wie die vorige Art von dem oligohalinen Teil des Kurischen Haffs (SZIDAT, 1926) angegeben. Ausserdem aus dem Ringköbing-Fjord in 6,5 ‰ Salz (HENRIKSEN, 1934).

66. *G. odontogaster* Zett. Limnoeuryhalin. Zusammen mit der vorigen innerhalb des *Phragmites*-Gürtels oder im Phragmitetum selbst. Meistens tritt sie in den inneren Zonen als dominante Art der Wasseroberflächensynusie auf. Wie *G. argentatus* fehlt sie der äussersten Zone. Funde im Meere: In seichten Buchten der Meeresküste Finnlands (SAHLBERG, 1920), bei Esbo-Lövö an der Süd-Küste Finnlands (LEVANDER, 1901). Im oligohalinen Teil des Kurischen Haffs (SZIDAT, 1926).

67. *G. lacustris* L. Limnohypohalin. Rezedente bei Skuru (0,14 ‰ Salz) im innersten Teil der Pojo-Wiek. Sonst aus dem oligohalinen Teil des Kurischen Haffs (SZIDAT, 1926) und von der Küste Englands (Suffolk) (MORLEY, nach BUTLER, 1923) angegeben.

Fam. *Mesoveliidae*

68. *Mesovelia furcata* Mls. R. Limnoeuryhalin Standortfest an vegetationsreichen, durch *Phragmites* oder *Scirpus* geschützten Ufern. In der äusseren Schärenarchipelzone tritt sie nicht mehr regelmässig auf. Bisher nur von den Küsten Finnlands als Meeresbewohner angegeben. Åland, in einer Meeresbucht (LINDBERG, 1921); in der Nähe von Hangö in schwach salzigem Wasser (LINDBERG, 1936).

Fam. *Veliidae*

69. *Microvelia Schneideri* Scholtz. Limnohypohalin. Dicht am Ufer im Phragmitetum. Bei Skuru im innersten Teil der Pojo-Wiek (0,14 ‰) und bei Gullö in der Küstenzone (2,48 ‰). Nicht früher als Salzwasserbewohner angegeben.

Fam. *Corixidae*

70. *Sigara Linnei* Fieb. Limnohypohalin. An *Phragmites*-reichen Ufern im innersten Teil der Pojo-Wiek. Die Art ist bei Oldesloe in Binnenlandsalinen (3 ‰ Salz) (BENICK, 1926) gefunden worden.

71. *S. Sahlbergi* Fieb. Limnohypohalin. Wie die vorige Art an Ufern mit reichem Pflanzenwuchs. Sowohl vom äusseren wie inneren Teil der Pojo-Wiek. Funde im Meere: N-Deutschland, Parkteich bei Greifswald (1—4 ‰) (STAMMER, 1928). Dänemark, Randers-Fjord (bei 0,2 ‰ Salz an der Oberfläche) (USSING, 1918).

72. *S. praeusta* Fieb. Limnohypohalin. Ein einziges Exemplar bei Skuru (0,14 ‰) im innersten Teil der Pojo-Wiek. Die Art ist an der norddeutschen Küste — Greifswald, 1—4 ‰ Salz (STAMMER, 1928) — sowie an der englischen Küste — Suffolk (MORLEY, nach BUTLER, 1923) — angetroffen worden.

73. *S. fossarum* Leach. Limnoeuryhalin. Standortfest an vegetationsreichen Ufern. Hauptsächlich in den innersten Zonen, bei Skuru

(0,14 ‰) als Dominante. Nur ein einziger Fund liegt von der äusseren Schärenarchipelzone vor. HENRIKSEN gibt (1934) die Art vom Ringköbing-Fjord an; er fand 1 Ex. innerhalb des *Phragmites*-Gürtels. Von Binnenlandsalinen, Oldesloe, 3 ‰ Salz, ist sie von BENICK (1926) angeführt worden.

74. *S. semistriata* Fieb. Limnoeuryhalin. Die Art geht bis in die äussere Küstenzone und ist mehr eurytop als die vorige, tritt aber an allen Stellen als Rezedente auf. Sie ist nicht früher als Salzwasserbewohner angegeben.

75. *S. striata* L. Limnoeuryhalin. Eine Charachterart des Brackwassers, die häufigste Wanzen-Art des Gebietes und in allen Zonen angetroffen. Eine eurytope Art, die jedoch an offenen sandigen Ufern fehlt. An vegetationsreichen, vom Phragmitetum geschützten Ufern hat sie ihr optimales Vorkommen und tritt an solchen Standorten meistens als Dominante auf. Funde im oder am Meere: Ålandsinseln, an Meeresufern mit spärlicher Vegetation (LINDBERG, 1925). An der Süd-Küste Finnlands, auf Meeresfelsen in Wassertümpeln mit subsalinem Wasser (REUTER, 1880; LEVANDER, 1900). Nord-Deutschland: an der westpreussischen Küste in der Putziger Wiek des Frischen Haffs und in einem zeitweiligen Seewassertümpel am offenen Dünenstrand bei Hela (JASZEWSKI, 1935); im Ryck-Fluss, wo das Wasser bei der Flut einen Salzgehalt von 5,84 —6,71 ‰ erreichen kann, und ausserdem im Meere ausserhalb des genannten Flusses (STAMMER, 1928). Dänische Küste: Ringköbing-Fjord (1—9 ‰ Salz) (HENRIKSEN, 1934), Randers-Fjord bis zu 12,2 ‰ der Oberfläche und 18,9‰ am Boden (USSING, 1918). England, Suffolk, im Brackwasser (MORLEY, nach BUTLER, 1923).

76. *Cymatia coleoptrata* Fabr. Limnohypohalin. Eine Charakterart der inneren Zone, wo sie als standortfeste Art an *Phragmites*-reichen Ufern vorkommt und mancherorts als Dominante auftritt. In den Schärenarchipelzonen ist sie nicht angetroffen worden. Früher im Meere bei den Ålandsinseln (LINDBERG, 1925) und in der Nähe der Stadt Ekenäs (SAHLBERG, 1920) gefunden.

Fam. *Notonectidae*

77. *Notonecta glauca* L. Limnohypohalin. Von vegetationsreichen Ufern im inneren Teil der Pojo-Wiek vorhanden. Funde im oder am Meere. Oligohaliner Teil des Kurischen Haffs (SZIDAT, 1926). Am Dünenstrande des Frischen Haffs in zeitweiligen Seewassertümpeln (JASZEWSKI, 1935). An der holsteinischen Küste, in Wasseransammlungen, die regelmässig in Verbindung mit der Ostsee stehen (in 4 bis mindestens 8 ‰ Salz) (LUNDBECK, 1932).

78. *N. lutea* Müll. Limnohypohalin. Wie die vorige in den innersten Zonen. 1 Ex. liegt von Västerby (1,80 ‰) in der Küstenzone vor. Nicht früher als Salzwasserbewohner angegeben.

Fam. *Nepidae*

79. *Ranatra linearis* L. Limnohypohalin. Standortfest an Ufern mit reicher Vegetation im *Phragmites*-Gürtel. Bisher nur an 2 Stellen vorhanden: Skuru (0,14 ‰) im inneren Teil der Pojo-Wiek, und von Baggby (0,80 ‰) im äusseren Teil. Von LEVANDER wird sie (1921) von Ekenäs im Wasser von 3,08 ‰ angegeben. In Binnenlandsalinen wurde die Art von BENICK (1926) in Oldesloe (3 ‰ Salz) gefunden.

80. *Nepa cinerea* L. Limnoeuryhalin. An niedrigen, lehmigen Ufern mit ziemlich reicher Vegetation. In allen Zonen vorkommend. In Krogarviken (5,54 ‰) und Kallvassa (5,95 ‰) in der äusseren Schärenarchipelzone tritt die Art als Dominante auf. Funde im oder am Meere: LEVANDER (1901) gibt die Art von Esbo-Lövö aus 4,5—5 ‰ Salzwasser an. Aus dem oligohalinen Teil des Kurischen Haffs (Salzgehalt 1 ‰) wird sie von SZIDAT (1926) angeführt. Von der Dänischen Küste wird sie von HENRIKSEN (1934) aus dem Ringköbing-Fjord (4—5 ‰ Salz), von USSING (1918) von Randers Fjord (1,5 ‰ Salz) sowie von SCHJÖDTE (1869) angegeben.

9. LITERATUR

AHRENS, A. (1833): Uebersicht aller bis jetzt auf salzhaltigem Erdboden und in dessen Gewässern entdeckten Käfer. Isis 8. 642—648.

BENICK, L. (1926): Die Käfer der Oldesloer Salzstellen. Mitt. Geogr. Ges. Nat. hist. Mus. Lübeck 31. S. 59—90.

BRENNER, V. (1921): Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. 1. Allmän del och floran. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 49. 5. S. 1—151.

BRUNDIN, L. (1934): Die Coleopteren des Torneträskgebietes. Akademische Abhandlung. Lund.

BUTLER, E. A. (1923): A Biology of the British Hemiptera Heteroptera. London.

CEDERCREUTZ, C. (1932): Die Characeen Finnlands. Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 8. S. 241—254.

FALKENSTRÖM, G. (1922): Stockholmstraktens Vatten-Coleoptera. Svensk Ent. Tidskr. 43. S. 11—32.

—»— (1926): Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Halipliden und der Metamorphose von Haliplus immaculatus Gerh. Svensk Ent. Tidskr. 47. S. 1—28.

Florentin, R. (1899): Études sur la Faune des Mares salées de Lorraine. Ann. Scient. Nat. Zool., 10. S. 209—349.

Hansen, V. (1930) Vandkalve og Hvirvlere. Danmarks Fauna 34. Köbenhavn.

—»— (1931): Vandkaerer. Danmarks Fauna. 36. Köbenhavn.

Hase, A. (1926): Zur Kenntnis der Lebensgewohnheiten und der Umwelt des marinen Käfers Ochtebius quadricollis Mulsant (Hydrophilidae). Int. Rev. Hydrobiol. 16. S. 141—179.

Hellén, W. (1916): Haliplus amoenus Oliv. från Nystadstrakten. Medd. F. Fl. F. 43. S. 4.

—»— (1928): Beiträge zur Kenntnis der Wasserkäferfauna von Terijoki (Ik) und Umgebung. Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 4. S. 108—117.

Henning, W. (1933): Thalassobionte und thalassophile Diptera Nematocera. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. 9 e. S. 85—102.

Henriksen, K. L. (1934): Insektfaunaen i Ringköbing Fjord (excl. Tovinger) in Ringköb. Fj. Naturhist. i Brakvandsperiod. 1915—31. Köbenhavn.

Horion, A. (1935): Nachtrag zu Fauna Germanica: Die Käfer des Deutschen Reiches von Edmund Reitter. Krefeld.

Häyrén, E. (1900): Längs-zonerna i Ekenäs skärgård. Geogr. föreningens tidskrift. Bd 12. Helsingfors.

—»— (1934): Aus den Schären Südfinnlands. Verh. Internat. Verein. f. Limnologie. 5. S. 488—507.

Jaszewski, T. (1935): Feldbeobachtungen über das Auftreten von Wasser-Hemipteren in den Gewässern der polnischen Ostseeküste, nebst allgemeinen Bemerkungen über ökologische Associationen von Corixiden. Arch. d'Hydrobiol. et d'Ichtyol.

Karl, Ø. (1930): Thalassobionte und thalassophile Diptera Brachycera. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. 9 e. S. 33—84.

Keys, J. H. (1918): A List of the Maritime, Sub-Maritime and Coast-frequenting Coleoptera of South Devon and South Cornwall with especial reference to the Plymouth District. Journ. Marin Biol. Ass. of U. K. 9. S. 497—513.

v. Lengerken, Hanns (1929): Halophile und halobionte Coleoptera. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. 9. e. Leipzig.

Levander, K. M. (1900): Zur Kenntnis des Lebens in den stehenden Kleingewässern auf den Schäreninseln. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 18. 6.

—»— (1901): Übersicht der in der Umgebung von Esbo-Lövö im Meereswasser vorkommenden Tiere. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 20. 6.

—»— (1921): Ranatra linearis murtovedestä. Not. Ent. 1. S. 87.

—»— (1926): Stor dykareskalbagge i havet. Fisk. tidskr. Finl. 33.

Leprieur (1845): Lettre sur les coléoptères qui se trouvent dans les marais salans des environs de Dieuze. Ann. Soc. Ent. Fr. 3. S. 94.

Lindberg, Harald (in Manuskript): Finlands Haliplus-arter och deras utbredning inom Fennoscandia orientalis. Acta Soc. F. Fl. Fenn.

Lindberg, Håkan (1921): Ålands Hemiptera Heteroptera. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 46. S. 32—55.

—»— (1924): Bidrag till kännedomen om åländska ögruppens skalbaggsfauna. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 48. S. 29—60.

—»— (1925): Insektekologiska iakttagelser på Åland. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 49. S. 48—57.

—»— (1931): Die Küstenkäfer Finnlands (anlässlich Professor H. v. Lengerkens Arbeit »Die Salzkäfer der Nord- und Ostsee usw.»). Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 7. S. 147—165.

—»— (1934): Wasser- und Uferkäfer auf Rågöarna und Baltischport an der estländischen NW-Küste. Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 10. S. 202—212.

—»— (1936): Halophile und halobionte Hemiptera. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. 9. e. Leipzig.

Lundbeck, J. (1932): Beobachtungen über die Tierwelt ausgetrockneter Salzwiesentümpel an der holsteinischen Ostseeküste. Arch. f. Hydrobiol. 24. S. 603—648.

Lundblad, O. (1915—1923): Anteckningar om våra vattenhemipterer 1—111. Svensk Entom. Tidskr. 36.—44.

—»— (1936): De svenska vattenhemipterernas ekologi och djurgeografiska ställning. (Anteckningar om våra vattenhemipterer 1. Svensk Entom. Tidskr. 54. S. 29—74.

Metsävainio, K. (1922): Studien über das Vorkommen der Wasserkäfer in verschiedenen Gewässern, Not. Ent. 2. S. 97—108.

Plateau, F. (1870): Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques. Mem. Acad. Roy. Belg. 36.

Redeke, H. C. (1922): Zur Biologie der Niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. tot. de Dierkunde 22.

Reitter, Edm. (1908): Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. 1. Stuttgart.

Reuter, O. M. (1880): Nya bidrag till Åbo och Ålands skärgårds Hemipter-fauna. Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 5. S. 160—236.

Sahlberg, J. (1920): Enumeratio Hemipterorum Heteropterorum Faunae Fennicae. 2. Bidr. t. Känned. Finl. Nat. Folk. 79. 2.

Schaum, H. (1843): Beitrag zur Kenntnis der norddeutschen Salzkäfer. Germars Zeitschr. f. Entom. 4. S. 172—193.

Schjödte, J. C. (1869): Fortegnelse over de i Danmark levende Taeger. Naturh. Tidskr. 6. S. 161—231.

Schmidt, R. (1913): Die Salzwasserfauna Westfalens. 41. Jahresbericht Westf. Prov. S. 29—94.

Siltala (Silfvenius) A. J. (1906): Zur Trichopterenfauna des Finnischen Meerbusens. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 28. 6.

Stammer, H. J. (1928): Die Fauna der Ryckmündung, eine Brackwasserstudie. Zeitschr. f. Morphol. u. Biol. d. Tiere. 9. S. 36—114.

Szidat, L. (1926): Beiträge zur Faunistik und Biologie des Kurischen Haffs. Schr. phys. ökon. Ges. Königsberg. 54. S. 5—31

Thienemann, A. (1913): Die Salzwassertierwelt Westphalens, Verh. Deutsch. Zool. Ges. 23. Jahres-Vers. Bremen.

Thorpe, W. H. (1927): Reports on the Brackish Water Insects. Cambridge Exped. Suez Canal. Trans. Zool. Soc. London. 22. S. 447—449.

Ussing, Hj. (1928): Insektlivet i og ved Gudenaaens Delta og Randers Fjord. Randers Fjords Naturhist. S. 351—393. Köbenhavn.

Wahnschaffe, M. (1861): Über einige salzhaltige Lokalitäten und das Vorkommen von Salzkäfern. Berl. Ent. Zeit. S. 185—187.

Walsh, G. B. (1925): The Coast Coleoptera of the British Isles. Ent. Month. Mag. 59. S. 137—150.

Witting, R. (1904): Kort översikt av Pojovikens hydrografi. Fennia 35, 1.

Välikangas, I. (1933): Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. Internat. Ver. f. Limnologie. 4. 1. 62—112.

1. Skuru
2. Odnäs
3. Pojo
4. Spakanäs
5. Baggby
6. Vesterby
7. Hagen
8. Leksvall
9. Gullö
10. Källvik
11. Odensö
12. W-Nothamn
13. E-Nothamn
14. Sommarö
15. Lappvik
16. Syndalen
17. W-Byviken
18. E-Byviken
19. Bysundet
20. Bönholmen
21. Krogarvik
22. Jofskär
23. Klobbvillan
24. Kallvassa
25. Hästö-Busö
26. Dorf Tvärminne
27. Henriksberg
28. Täcktom
29. Gloskär
30. Storlandet
31. Långskär
EKENÄS
0 2 4 6 8 10 km.

A taxonomical survey of the genus Cyrnus Steph. including the description of a new species, with some remarks on the principles of taxonomy.

By

Holger Klingstedt.

In 1921, when collecting material of Trichoptera in the country round about the Zoological Station at Tvärminne in S. Finland, I had the opportunity of getting a series of specimens of the rather rare species *Cyrnus insolutus* from the lake Tvärminneträsk, where it was previously found by A. J. Siltala. Many years later, in 1928, I found it again in a small lake in central Finland, this time accompanied by a new species, which was of about the same general appearance. Since then I have had the intention to give a description of those two species together with a description of the other species of the genus, but other occupations have delayed the work. The delay has, however, made it possible to include the description of *C. cintranus*, material of which I have only got during my present stay in London.

I wish to express my gratitude to Mr Martin E. Mosely of the British Museum for his kindness in putting material at my disposal and helping me in every way during my visits to his department. I also wish to thank Dr Ulmer (Hamburg) and Dr Forsslund (Stockholm) for their kindness in sending me material, and Dr Walter Döhler (Riesa, Elbe), who sent me a list of almost all publications dealing with the genus *Cyrnus;* this list has been of great value to me. The late Dr Lackschewitz (Libau) also sent me some valuable material.

Fig. 1. Anterior and posterior wing of *C. trimaculatus* (from Finland Rautalampi).

Cyrnus Steph.

1836 Stephens: Ill. Brit. Ent., p. 174.
1878 Mc Lachlan: Rev. Syn. Trich., p. 405.

The genus contains the smallest species of *Polycentropidae*. Anterior wings (Fig. 1) relatively narrow with elliptical apex. Only the forks 2, 3, 4, 5 present, fork 2 stalked or not, the others always stalked. Postcostal cell narrower than in other genera of the same family. Posterior wings only with forks 2 and 5, and with no discal cell.

Key to species

I. Tibia of median leg long, longer than tarsus and at least 5 times the length of the longer proximal spur (Fig. 13 e, f). Antennae crenate (Fig. 10 c, d).
   A. Membrane of anterior wings with numerous conspicuous white spots. Apical margin of 9th sternite of ♂ strongly produced in the middle (Fig. 7 c) .... *C. crenaticornis* Kol.
   B. Membrane of anterior wings with inconspicuous pale spots, nearly unicolorous. Apical margin of 9th sternite straight (Fig. 8 c) ..... *C. flavidus* McL.

II. Tibia of median leg short, shorter than tarsus and only about 3 times the length of the longer proximal spur (Fig. 13 a—d). Antennae not or hardly crenate (Fig. 10 a, b).
   A. Fifth joint of maxillary palpi relatively short, about 5—7 times the length of the second (Fig. 11 a, d). Wing membrane greyish. No thin spinelike processes projecting between superior appendages of ♂ (Fig. 2 a, 6 a).
      1. Membrane of anterior wings with numerous and distinct pale spots. Sternite 9 of ♂ slightly produced at the middle of its apical margin (Fig. 2 c). ..... *C. insolutus* McL.

2. Membrane of anterior wings with but a few and indistinct pale spots. Sternite 9 of ♂ strongly produced at the middle of its apical margin (Fig. 6 c). ..... *C. fennicus* sp. n.

B. Fifth joint of maxillary palpi long, about 8—10 times the length of the second (Fig. 11 b, c). Wing membrane brownish. Some thin spinelike processes projecting between superior appendages of ♂ (Fig. 4 a, 5 a).

1. A_1 of anterior wing approaching the hind margin at an angle not much more than 45° (Fig. 1, 3 b). Apical margin of 9th sternite of ♂ nearly straight (Fig. 5 c) ..... *C. trimaculatus* Curt.
2. A_1 of anterior wing approaching the hind margin at an angle of nearly 90° (Fig. 3 a). Apical margin of 9th sternite of ♂ broadly produced in the middle (Fig. 4 c) ..... *C. cintranus* McL.

Cyrnus insolutus McL.

1878 Mc Lachlan: Rev. Syn. Trich., p. 406, pl. 43.
1893 Ris: Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 9, p. 53 (as *C. fenestratus*).
1898 Mc Lachlan: Ent. Mon. Mag. (3) 9, p. 50.
1916 Esben-Petersen: Danm. Faun. 19 (Vaarfluer), p. 88.

I have examined a specimen, labelled Paris, Meudon 22.6., and belonging to the Mabille Coll., now in the British Museum and found it to be clearly conspecific with Finnish specimens.

General appearance. A small, greyish to blackish brown species.

Antennae not crenate (Fig. 10 a).

Maxillary palpi with the fifth joint of medium length, the proportions of the lengths of the joints being about 2:1:3:2½:7 (Fig. 11 a).

Proximal spur of *anterior leg* one fifth the length of the tibia: tarsus nearly twice the tibia (Fig. 12 a).

Tibia of *median leg* somewhat shorter than the tarsus; the longer of the two proximal spurs extends over approximately the central third of the tibia; tarsus not flattened out (Fig. 13 a).

Anterior wings dilated towards the apex. Membrane greyish, with numerous irregular but distinct pale spots. Fork 2 generally with the base produced beyond the crossvein or sessile. The pedicel of fork 3 longer than that of fork 4.

Lateral filaments long, reaching the hind margin of the segment (Fig. 14 a).

Genitalia ♂ (Fig. 2 a– c). Dorsal plate triangular and slightly excised at the truncate apex, a narrow, somewhat more chitinised projection attached to either side. Beneath the dorsal plate, a single

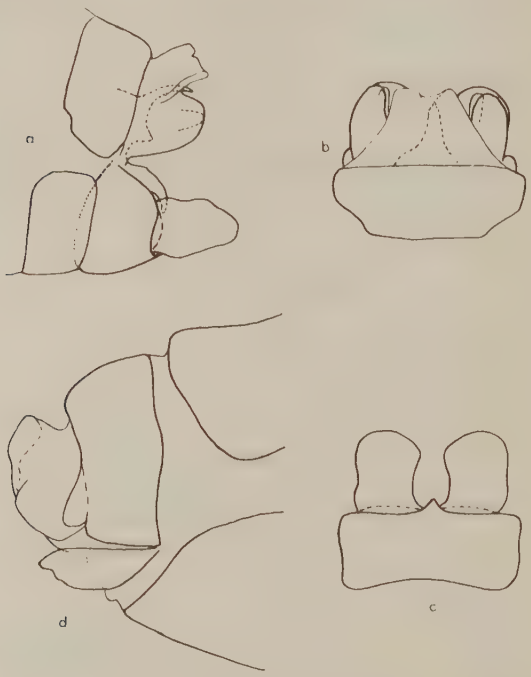


Fig. 2. *C. insolutus*. *a* lateral, *b* dorsal, *c* ventral view of ♂, *d* lateral view of ♀.

downwardly directed hook, the base of which continues on both sides of the penis as an obtuse tooth. Superior appendages large, rounded; the inner branch as long as or a little longer than the main part. 9th sternite slightly produced in the middle of its apical margin. Inferior appendages rather small, rectangular. Between and above their bases a pair of downwardly directed hooks.

Genitalia ♀, see Fig. 2 d.

Length of anterior wing: ♂ ab. 4.5—5.5 mm, ♀ ab. 6—7 mm.

Distribution: Spain, France, Switzerland, and Denmark, Sweden, Latvia, Finland. The species seems to have two main centres of distribution, one in SW and another in NW of Europe. Apparently very local and perhaps therefore not yet found in the central parts of Western Europe.

Cyrnus cintranus McL.

1884 Mc Lachlan: Rev. Syn. Trich., I[st] Add. Suppl., p. 54, pl. 5.
1934 Mosely: Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 10) 13, p. 437, fig. 8—9.

The examples of *cintranus* before me are from France, Hautes-Pyrénées, Lac d'Orédon, 4. 8.—14. 8. 1933 (M. E. Mosely).

Navas' species *solutus, sagittarius, iniquus* (1916, Broteria, ser. Zool., 14, p. 142—145, fig. 8—10) and *lusitanus* (1934, Broteria III, fasc. II, p. 85—86, fig. 52) seem to be very close to, if not, at least some of them, conspecific with *C. cintranus*.

General appearance. The largest species of the genus, brown in colour, anterior wings spotted with golden.

Antennae not crenate.

Maxillary palpi with the fifth joint much prolonged, the proportions of the lengths of the joints being 1:1:3:3-:10 (Fig. 11 b).

Proximal spur of *anterior leg* one fourth to one fifth the length of the tibia; tarsus but a little more than 1.5 times the tibia (Fig. 12 b).

Tibia of *median leg* somewhat shorter than the tarsus; the longer of the two proximal spurs extends over approximately the central third of the tibia; tarsus a little flattened out (Fig. 13 b).

Anterior wings dilated towards the apex. Membrane brown, with pale spots along the fore (and hind) margin. Fork

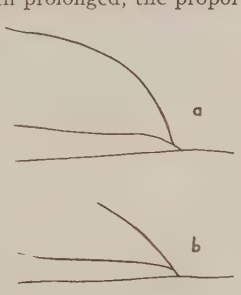


Fig. 3. The ending of A_1 and A_2 in the hind margin of the anterior wing of *a C. cintranus* and *b C. trimaculatus*.

2 stalked. The pedicel of fork 3 longer than that of fork 4. A_1 approaching the hind margin at an angle of nearly 90° (Fig. 3 a).

Lateral filaments of medium length, not reaching the hind margin of the segment (Fig. 14 b).

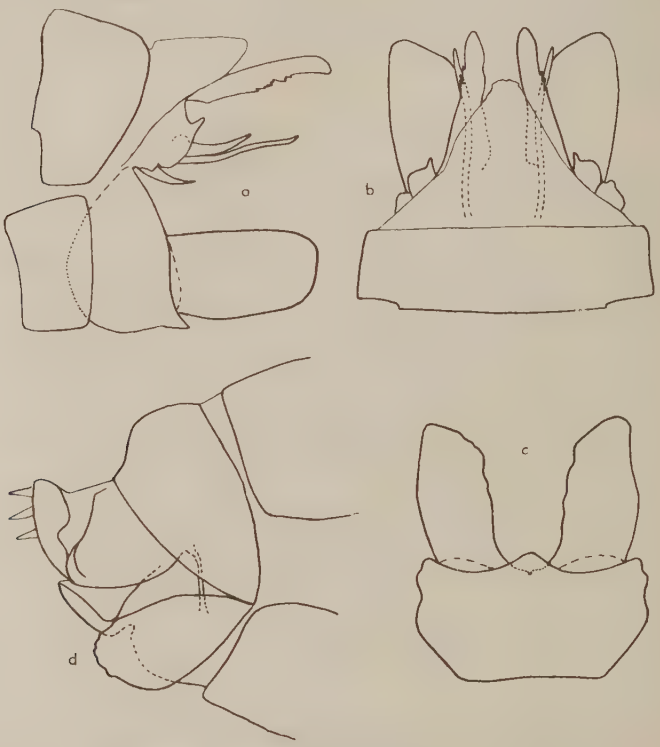


Fig. 4. *C. cintranus*. *a* lateral, *b* dorsal, *c* ventral view of ♂, *d* lateral view of ♀.

Genitalia ♂ (Fig. 4 a—c). Dorsal plate triangular, apical margin not excised, a long, strong projection attached to the under surface of either side. Superior appendages relatively small with a pointed upwardly and backwardly directed tooth. The two shorter of the three pairs of projecting processes attached near the bases of the

appendages. The upper one is probably homologous to the inner branch of the appendage. The base of the median process describes a curve upwards to the under surface of the dorsal plate, where it is attached; this pair not homologous to the single hook in *insolutus*. 9th sternite broadly produced in the middle of its apical margin. Inferior appendages large, long rectangular. A single hook between and above their bases.

Genitalia ♀, see Fig. 4 d.

Length of anterior wing: ♂ ab. 8 mm, ♀ ab. 8 mm.

Distribution. Portugal, Spain, France (Pyrénées).

Cyrnus trimaculatus Curt.

1834 Curtis: Phil. Mag., p. 213 (as *Philopotamus trimaculatus*).
1878 Mc Lachlan: Rev. Syn. Trich., p. 406, pl. 43.
1888 Rostock: Neur. Germ., p. 81, pl. 5, fig. 25.
1891 Wallengren: K. Svenska Vetenskapsak. Handl. 24, p. 152.
1909 Ulmer: Süsswasserfauna Deutschlands, p. 51, fig. 77—78.
1916 Esben-Petersen: Danm. Faun. 19 (Vaarfluer), p. 87, fig. 78 c.
1924 Martynov: Prakt. Ent. 5, p. 78, pl. 3, fig. 40 a—c.
1934 Mosely: Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 10) 13, p. 438, fig. 10—11.
1934 Martynov: Tabl. An. Faun. URSS, publ. Inst. Zool. Ac. Sci. 13, p. 235, fig. 168.

According to Mc Lachlan 1878, Stephens' species *C. unipunctatus* and *C. pulchellus* (1836, Ill. Brit. Ent., p. 175) are, the former wholly, the latter partly, *trimaculatus*.

General appearance. A species of small to medium size, brown to blackish brown in colour, anterior wings spotted with golden; sometimes the golden hairs cover the whole wing, sometimes they are almost absent.

Antennae not crenate.

Maxillary palpi with the fifth joint long, the proportions of the lengths of the joints being about $1\frac{1}{2}:1:2\frac{1}{2}:2+:8$ (Fig. 11 c).

Proximal spur of *anterior leg* one fourth to one fifth the length of the tibia; tarsus but a little more than 1.5 times the tibia (Fig. 12 c).

Tibia of *median leg* somewhat shorter than the tarsus; the longer of the two proximal spurs extends over approximately the central third of the tibia; tarsus not flattened out (Fig. 13 c).

Anterior wings (Fig. 1) dilated towards the apex. Membrane brown, with hardly any white spots along the fore (and hind) margin as in *cintranus*. Fork 2 stalked. The pedicel of fork 3 longer than that of fork 4. A_1 approaching the hind margin at an angle not much more than 45° (Fig. 1, 3 b).

Lateral filaments of medium length, not reaching the hind margin of the segment (Fig. 14 c); similar in type to those of *cintranus*.

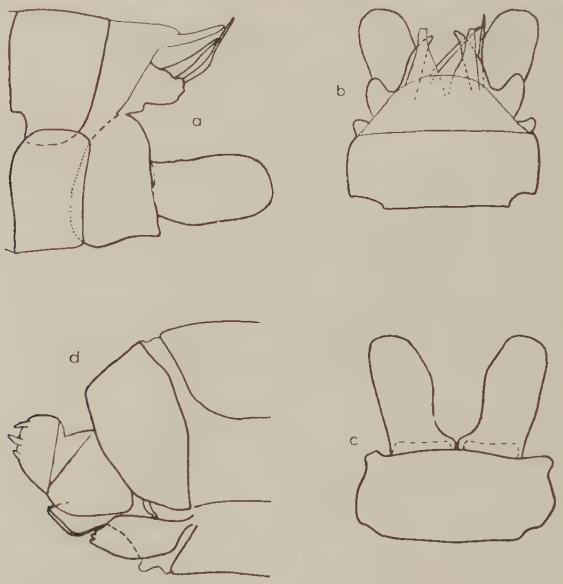


Fig. 5. *C. trimaculatus*. *a* lateral, *b* dorsal, *c* ventral view of ♂, *d* lateral view of ♀.

Genitalia ♂ (Fig. 5 a—c). Dorsal plate broad, apical margin smoothly rounded, with two somewhat chitinized, long, and as seen from above, tapering projections attached to the under surface of each side. Superior appendages relatively small without the pointed tooth of *cintranus*. Only two pairs of projecting spinelike processes, one of which, *viz.* the shorter, are the inner branches of the appendages, attached to the main parts near their bases. The

bases of the thinner and longer processes of the same shape as the corresponding ones in *cintranus*, being clearly homologous with these. 9th sternite not produced in the middle of its apical margin. Inferior appendages large, long rectangular. A single hook between and above their bases.

Genitalia ♀, see Fig. 4 d.

Length of anterior wing: ♂ ab. 4.5—6 mm, ♀ ab. 6—7 mm.

Distribution: Abundant in all Europe except the southernmost countries. In the east it reaches the middle regions of Russia and in the southeast the Caucasus.

Cyrnus fennicus sp. n.

1929 KLINGSTEDT: Not. Ent. 9, p. 122 (as *Cyrnus* n. sp.).
1935 KLINGSTEDT: Enum. Ins. Fenn. IV, p. 17.

The species appeared under the name of *Cyrnus fennicus* Klst. in the above mentioned catalogue of Finnish insects, but no description was included.

General appearance: A small, greyish brown unicolorous species.

Antennae with only a slight indication of crenation (Fig. 10 b).

Maxillary palpi with the fifth joint short, the proportions of the lengths of the joints being about 1:1:3:2:5 (Fig. 11 d).

Proximal spur of *anterior leg* one fourth to one fifth of the length of the tibia; tarsus less than 1.5 times the tibia (Fig. 12 d).

Tibia of *median leg* somewhat shorter than the tarsus; the longer of the two proximal spurs extends over approximately the central third of the tibia; tarsus not flattened out (Fig. 13 d).

Anterior wings dilated towards the apex. Membrane greyish with very few and inconspicuous pale spots. Fork 2 stalked or sessile. The pedicel of fork 3 longer than of fork 4.

Lateral filaments short, directed obliquely outwards (14 d).

Genitalia ♂ (Fig. 6 a—c). Dorsal plate with a broad excision in the middle of its apical margin. Lateral projections rather squat and not much chitinized. Superior appendages of medium size with a small toothlike inner branch, attached near the apex and about as long as the main part; another tooth, directed obliquely backwards, near the base of the ventral margin. A pair of relatively short

spinelike processes between these appendages; they obviously are homologous to the longest processes in *cintranus* and *trimaculatus* having about the same attachment and shape; they can be seen from above between the two projecting apical angles of the dorsal plate. 9th sternite strongly produced in the middle of its apical

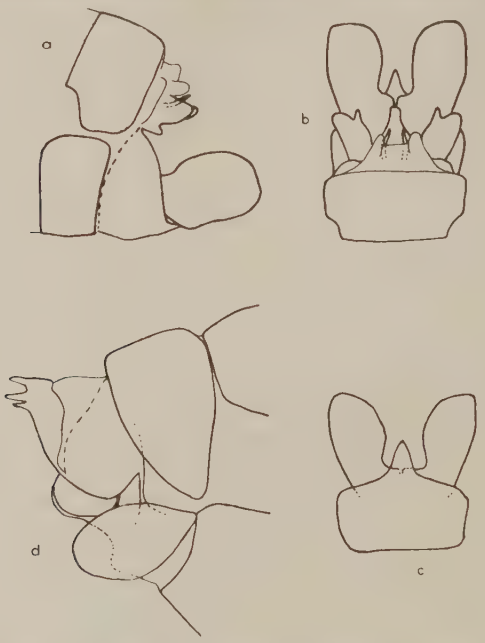


Fig. 6. *C. fennicus. a* lateral, *b* dorsal, *c* ventral view of ♂, *d* lateral view of ♀.

margin. Inferior appendages of medium size, more or less rounded. A single hook between and above their bases.

Genitalia ♀, see Fig. 6 d.

Length of anterior wing: ♂ ab. 5—5.5 mm, ♀ ab. 6 mm.

Distribution: Finland. The type (♂) specimen is in the University of Helsingfors and a cotype (♂) in the British Museum, both from Finland Rautalampi Saikarinniemi Haukilampi 1. 8. 1928 (Klingstedt).

Cyrnus crenaticornis Kol.

1859 Kolenati: Gen. Spec. Trich., Pt 2, p. 222 (as *Homocerus crenaticornis*).
1878 Mc Lachlan: Rev. Syn. Trich., p. 407, pl. 43.
1888 Rostock: Neur. Germ., p. 81.
1891 Wallengren: K. Svenska Vetenskapsak. Handl. 24, p. 153.
1909 Ulmer: Süsswasserfauna Deutschlands, p. 52, fig. 80.
1916 Esben-Petersen: Danm. Faun. 19 (Vaarfluer), p. 89, fig. 78 b.
1924 Martynov: Prakt. Ent. 5, p. 79, pl. 3, fig. 42 a—c.
1934 Martynov: Tabl. An. Faun. URSS, publ. Inst. Zool. Ac. Sci. 13, p. 237, fig. 170.

The specimens chiefly studied are from Switzerland, Rapperswil, L. Zürich, 7.—15. 9. 1927 (M. E. Mosely). I have also seen specimens from Curonia Bathen 5. 8. 1928 (P. Lackschewitz), Denmark Sönderby 11. 7. 06 (P. Jörgensen) and a genital preparation from Sweden.

General appearance. A rather large species, very pale yellowish in colour.

Antennae crenate (Fig. 10 c).

Maxillary palpi with the fifth joint short, the proportions of the lengths of the joints being about 1:1:2½:2:4 (Fig. 11 e).

Proximal spur of *anterior leg* very small, only about one twelfth of the length of the tibia; tarsus less than 1.5 times the tibia (Fig. 12 e).

Tibia of *median leg* very long, more than 1 $^1/_3$ times the tarsus; the proximal spurs very short, the longer one only a tenth of the length of the tibia; distal spurs rather short, also; tarsus a little flattened out (Fig. 13 e).

Anterior wings dilated towards the apex, long and narrow. Membrane pale grey with many conspicuous white spots. Fork 2 stalked or sessile. The pedicel of fork 3 longer than that of fork 4.

Lateral filaments short, directed obliquely outwards (Fig. 14 e); of the same type as in *fennicus*.

Genitalia ♂ (Fig. 7 a—c). Dorsal plate with a rounded apical margin. The lateral projections very short and not much chitinized. Superior appendages of medium size, with no or only a slight indication of an inner branch; the tooth at the ventral margin directed downwards. A pair of relatively short processes between these appendages, homologous to the pair in *fennicus;* not to be seen from above

but through the membranous dorsal plate. 9th sternite strongly produced in the middle of its apical margin. Inferior appendages of medium size, more or less rounded. The hook between and above their base single.

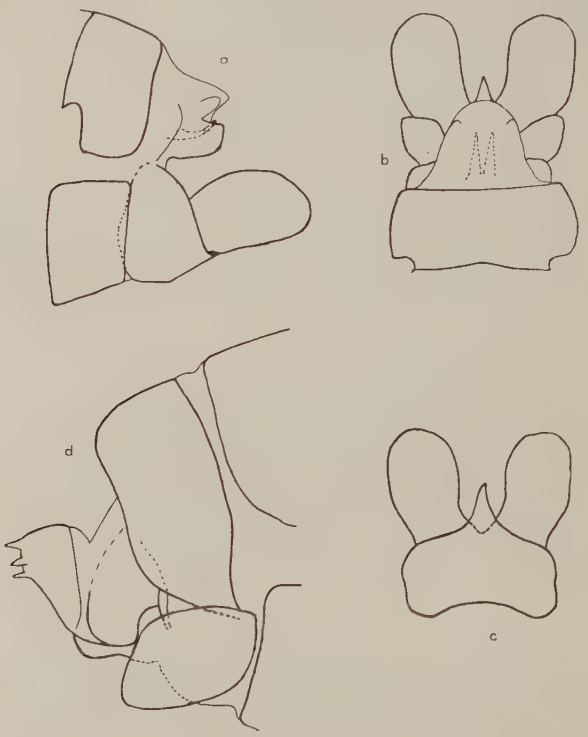


Fig. 7. *C. crenaticornis. a* lateral, *b* dorsal, *c* ventral view of ♂, *d* lateral view of ♀.

Genitalia ♀, see Fig. 6 d.

Length of anterior wing: ♂ ab. 6—6.5 mm, ♀ ab. 7—8 mm.

Distribution: Middle Europe, in the north to Sweden and Estonia, in the northeast to the district of Leningrad, in the east to Western Russia, in the south to Lombardy, in the west to Holland.

Cyrnus flavidus McL.

1864 Mc Lachlan: Ent. Monthly Mag. 6, p. 29.
1878 Mc Lachlan: Rev. Syn. Trich., p. 407, pl. 43.
1884 Mc Lachlan: Rev. Syn. Trich., I[st] Add. Suppl., p. 55.
1888 Rostock: Neur. Germ., p. 81.
1891 Wallengren: K. Svenska Vetenskapsak. Handl. 24, p. 153.
1909 Ulmer: Süsswasserfauna Deutschlands, p. 51, fig. 79.
1916 Esben-Petersen: Danm. Faun. 19 (Vaarfluer), p. 88, fig. 78 a.

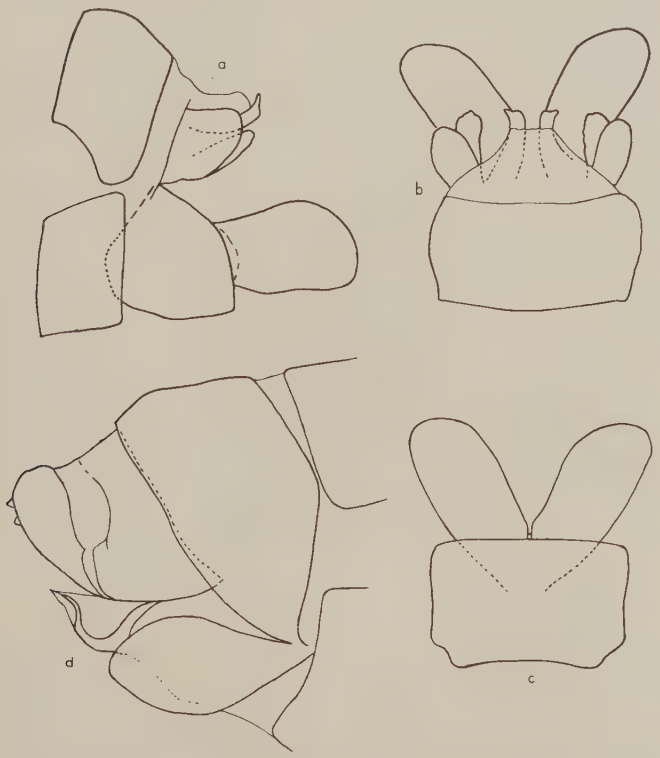


Fig. 8. *C. flavidus*. *a* lateral, *b* dorsal, *c* ventral view of ♂, *d* lateral view of ♀.

1924 MARTYNOV: Prakt. Ent. 5, p. 79, pl. 3, fig. 41 a—d.
1934 MARTYNOV: Tabl. An. Faun. URSS, publ. Inst. Zool. Ac. Sci. 13, p. 236, fig. 169.

General appearance. A medium sized or large species, yellowish or greyish in colour.

Antennae crenate (Fig. 10 d).

Maxillary palpi with the fifth joint short, the proportions of the lengths of the joints being about 1:1:3:2:4 (Fig. 11 f).

Proximal spur of *anterior leg* small, about an eight of the length of the tibia, tarsus less than 1.5 times the tibia (Fig. 12 f).

Tibia of *median leg* very long, more than $1\,^1/_3$ times the tarsus; the spurs of normal length, the longer of the proximal ones about a fifth of the length of the tibia; tarsus flattened out (Fig. 13 f).

Anterior wings hardly dilated towards the apex, narrow. Membrane grey, with very indistinct white spots. The base of fork 2 generally produced beyond the crossvein. The pedicel of fork 3 generally hardly longer than that of fork 4.

Lateral filaments long, reaching the hind margin of the segment as in *insolutus*, but of quite a different type (Fig. 14 f).

Genitalia ♂ (Fig. 8 a—c). Dorsal plate broadly triangular, with truncate apex. Two strong upwardly and outwardly curved projections attached to its under surface. Superior appendages large, the inner branch rather large too, but not longer than the main part. Apical margin of 9th sternite straight. Inferior appendages large, long, and with rounded apices. The hook between and above their bases single.

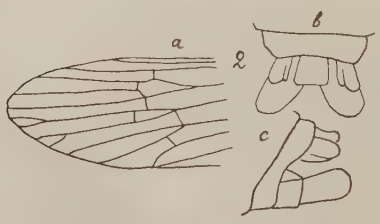


Fig. 9. *C. microdiscatus*. *a* apex of anterior wing, *b* dorsal and *c* lateral view of ♂; from MARTYNOV 1924.

Genitalia ♀, see Fig. 8 d.

Length of anterior wing: ♂ ab. 6.5—7.5 mm, ♀ ab. 8—10 mm.

Distribution: Northern, Western and Middle Europe, in the east to the upper reaches of Ob; in the southeast to the Dnieper basin; abundant.

Cyrnus microdiscatus Mart.

1924 Martynov: Jahrb. Martj. Staatsmus. Minussinsk 2, p. 89, fig. 2 a—c.
1934 Martynov: Tabl. An. Faun. URSS, publ. Inst. Zool. Ac. Sci 13, p. 237, fig. 171—172.

The English part of Martynovs original paper is as follows:

»1 ♂. Lake Tiberkul 11. VII. 1924. Gerassimow-Moratschinsky.

Head, meso-metanotum and abdomen brownish above, pronotum testaceous, metanotum brown; underside of thorax pale; abdomen pale brownish beneath; palpi and legs pale yellowish. Antennae subcrenate, brownish, with pale narrow brown annulations; in the basal portion the joints are pale with narrow brown annulations. Anterior wings narrow; clothed with dense goldenbrown pubescens; discal cell very short (fig. 2 a), somewhat more than twice shorter, than the second apical fork; median cell still shorter; 3-rd and 4-th apical forks very short, with long pedicels.

Fig. 10. Middle part of antennae of *a insolutus, b fennicus, c crenaticornis, d flavidus.*

♂ Dorsal plate nearly quadrate above (2 b); seen from the side it is thick with upper margin concave (2 c); superior appendages divided into two lobes of equal length, the outer being broad, the inner one narrow, rounded at the ends; inferior appendages oval, rounded at the ends. Size small; the length of body 4 mm.

This species is allied to C. f l a v i d u s and C. i n s o l u t u s, but differing by very short discoidal and median cells, by very short (shorter than in i n s o l u t u s) 3-rd and 4-th forks, and by some features in genital appendages.«

The figure given here (Fig. 9) is from the same paper but a little simplified. Martynov 1934 gives a figure of the genitalia from beneath, which shows that the apical margin of the 9th sternite is almost straight.

Distribution: Lake Tiberkul in the district of Minussinsk, upper reaches of Jenissej.

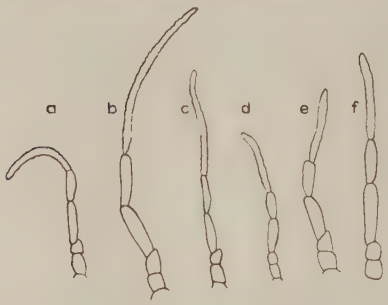


Fig. 11. Maxillary palpi of *a insolutus, b cintranus, c trimaculatus, d fennicus, e crenaticornis, f flavidus.*

C. microdiscatus obviously is a good species allied to *C. flavidus,* as can be concluded from the genitalia. The general appearance indeed is nearer to *C. insolutus* and *C. fennicus.* I think it is quite possible that it has the same position as compared with *C. flavidus* as has *C. fennicus* to *C. crenaticornis.*

Fig. 12. Anterior legs of *a insolutus, b cintranus, c trimaculatus, d fennicus, e crenaticornis, f flavidus.*

Other species described in Cyrnus

A new genus should be made to take Ulmer's *C. Risi* from Brazil (1907, Notes Leyd. Mus. 29, p. 40). In this paper he himself remarks that it probably will be inevitable. The genitalia seem to differ considerably from the *Cyrnus*-type.

In 1904 Banks describes *Cyrnus pallidus* (Proc. Ent. Soc. Wash. 6, p. 214) and in 1905 *C. fraternus* (Trans. Amer. Ent. Soc. 32, p. 17). He himself in 1907 removes these North-American species to the genus *Nyctiophylax* (Cat. Neur. Ins. Un. States), which differs from *Cyrnus* by possession of a closed discal cell in the hind wings.

The genus Cyrnus in Finland

The first mention of *Cyrnus* from Finland is in the list of Finnish Trichoptera, determined by Mc LACHLAN and published by J. A. PALMÉN (Medd. Soc. Fl. F. Fenn. 7, 1881), *viz.* three localities each of the species *trimaculatus* and *flavidus*. In 1893 J. SAHLBERG gave a revised list of the Finnish species together with their distribution (Acta Soc. F. Fl. Fenn. 9, 3). He knew *C. trimaculatus* from five of his provinces (A, T, S, K, Oa) and *C. flavidus* from four (A, S, K, Lr). In addition to those two he lists *C. crenaticornis* from four provinces (A, N, T, K). A fourth species is then added in 1904 by SILFVENIUS-SILTALA (Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 30, p. 8), *viz. C. insolutus*.

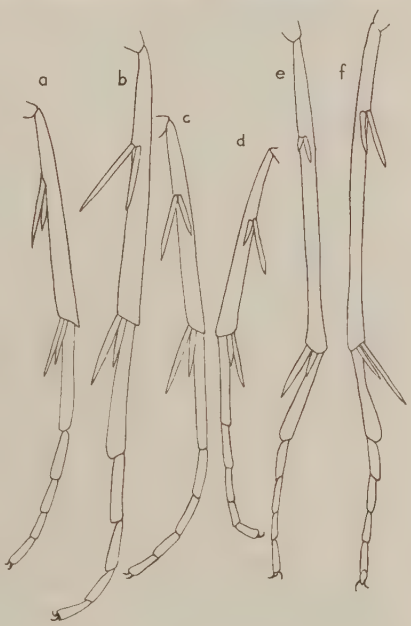


Fig. 13. Median legs of *a insolutus*, *b cintranus*, *c trimaculatus*, *d fennicus*, *e crenaticornis*, *f flavidus*.

After having found the new species described above, *C. fennicus*, I examined the collection of *Cyrnus* in the Mus. fenn. of the University of Helsingfors, where all the specimens recorded by SAHLBERG are kept, and found (1929, Not. Ent. 9, p. 122) that not a single one of the specimens placed under *C. crenaticornis* actually belonged to this species. The specimens under this name are as follows:

A, Pargas, O. Reuter, 1 spec.: *C. flavidus*.
N, Esbo, E. Elmgren, 3 spec.: 2 *C. flavidus*, 1 *C. trimaculatus*.

T, Kärkkölä, J. Sahlb., 1 spec.: *C. flavidus*.
T, Teisko, J. Sahlb., 1 spec.: *C. fennicus*.
K, Jaakkima, J. Sahlb., 3 spec.: 2 *C. flavidus*, 1 *P. multiguttatus*.

So the species *C. crenaticornis* has to be removed from the Finnish list of *Cyrnus*.

At present the following *Cyrnus* localities are known from Finland:

C. insolutus. Ab: Pargas (Reuter), Uskela (Palmén). N: Tvärminne (Weurlander, Klingstedt). Ka: Viborg (Silfvenius). Kl: Sortavala (Silfvenius). Tb: Rautalampi (Klingstedt).

C. trimaculatus. Ab: Pargas (E. Reuter), Uskela (Palmén). N: Tvärminne (Weurlander, Klingstedt), Esbo (E. Elmgren), Degerö (Nybom). Ik: Räisälä (Silfvenius). Ta: Teisko (J. Sahlb.). Kl: Jaakkima (J. Sahlb.), Sortavala (Silfvenius). Tb: Rautalampi (Klingstedt). Sb: Idensalmi (J. Sahlb.).

C. fennicus. Ik: Räisälä (Silfvenius). Ta: Teisko (J. Sahlb.). Tb: Rautalampi Saikarinniemi Haukilampi (Klingstedt).

C. flavidus: Ab: Pargas (Reuter). N: Tvärminne (Weurlander, Klingstedt), Snappertuna (Klingstedt), Esbo (E. Elmgren), Degerö (Nybom), Masaby (Nybom). Ta: Kärkölä (J. Sahlb.). Kl: Parikkala (J. Sahlb.), Jaakkima (J. Sahlb.), Sortavala (Silfvenius). Tb: Rautalampi (Klingstedt). Sb: Kuopio (J. Sahlb.). Lps: Petsamo (Hellén), Yläluostari (Hellén). [Lr: Kantalaks (J. Sahlb.).] The specimens from the North are considerably darker than the South Finnish ones.

Some remarks on the principles of taxonomy as illustrated by Cyrnus

As seen above the genus is exclusively confined to Europe and adjacent parts of Asia. It contains only a few species. These facts and my fairly good knowledge of six of the seven species which have been sufficiently described makes it advisable to consider some aspects of general taxonomic interest in light of what is known about this genus.

In Table 1 I have put together all the more important features in which interspecific variation has been found. (*C. microdiscatus* is not included as it is known to me only by description.) The choice of features is of course to a certain extent arbitrary; moreover the

Table 1

	a	b	c	d	e	f
1. Size	—	+	—	—	+	+
2. Colour	×	+	+	×	—	—
3. Crenation of antennae	—	—	—	|	+	+
4. Max. palpi joints	×	+	+	—	—	—
5. Anterior prox. spur	+	+	+	+	—	|
6. Median tibia	—	—	—	—	+	+
7. Median longer prox. spur	+	+	+	+	—	|
8. Flattening of tarsus	—	+	—	—	+	+
9. Shape of ant. wing	+	+	+	+	|	—
10. Membr. of ant. wing	×	+	+	—	×	—
11. Base of fork 2	+	—	—	—	—	+
12. Pedicels of forks 3 and 4	—	—	—	—	—	+
13. Lateral filaments (length only)	×	+	+	—	—	×
14. Lateral filaments (as wholes)	×	+	+	—	—	|
15. Dorsal plate of ♂	×	+	+	—	—	|
16. Hook or spinelike processes	×	+	+	—	—	|
17. Super. appendages	×	+	+	—	—	×
18. Sternite 9	|	|	—	+	+	—
19. Infer. appendages	×	+	+	+	+	|
20. Hook above inf. app.	+	—	—	—	—	—

same feature might have been expressed in more than one different way. I think, however, that the table gives a fairly good survey of the distinctions between groups of species. In the table, for each feature, the species showing resemblance have been given the same sign, the degree of resemblance, however, varying from case to case.

From the table we at once gather that the features are distributed in very different ways among the species, a fact which is well known to apply to taxonomic groups generally. By using only a few features when subdividing the genus into subgroups and by taking these features in a different order for the subsequent subdivisions we might arrive at a great many different classifications, one of which may be seen in the key to species on p. 574. Without further support no one of these classifications has any claim of being prior to the others. Only the convenience of the classification decides which is accepted.

Applying this to general consideration some distinguished taxonomists have felt themselves forced to give up the idea of a definite order and to prefer a dynamic view, *i. e.* to allow as many systems as there are different ways of distribution of features (HAYATA, see for example Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 49, 1931, and following him DU RIETZ, Svensk Bot. Tidskr. 84, 1930). However, this »sharing and participation principle» of HAYATA is in my opinion merely a natural consequence of the free combination of genes, one of the principal mendelian laws. When in a group, such as for example the flowering plants, a multitude of species have come into excistence during a comparatively short period we should expect to find the genes distributed in a great many different ways.

The features listed in the table are obviously of two kinds. Some, *viz.* 1—13 and 20, are single features (4—7 only referring to the length and proportions of the organs in question, while 20 refers only to singleness or doubleness). The remainder, *viz.* 14—19, are what we might call compound featurs or better, from a philosophical point of view, wholes, *i. e.* sub-wholes as compared with the whole insect. The difference is best conceived by comparing 13 and 14 (Fig. 14). In 13 only the length is considered, in 14 the organs are compared as wholes; in *insolutus* and *flavidus* the equality in length is not accompanied by similarity in type, while in the other cases it is. In a whole there is an infinite number of single features, which cannot be listed in full. By direct comparison it is possible, however, to perceive the degree of similarity, if the wholes are not too big and complicated. The ability to do that and not to overestimate striking single features has, although often unconsiously, been, and still is, the clue to success in taxonomy.

In the diagram Fig. 15 the species are arranged in a circle and all possible connecting lines have been drawn (cf. LAM in Acta Biotheoretica 2, p. 183, 1936). The numbers given at the ends of these connecting lines measure the degree of mutual similarity within and between all possible pairs of species, making due allowance for the difference between single features and wholes. Thus, a single feature has been given the value 1 and wholes have been given 1, 4 or 8 respectively, according to the degree of similarity. The number of

features, whether single or not, is added in brackets. The values are chosen so as to represent my personal conviction concerning the relative importance of different features, either single features or wholes of different degree. The dotted lines indicate the definite system arrived at. Two pairs of species, *cintranus-trimaculatus* and *fennicus-crenaticornis* have been established; a third possible pair is *flavidus-microdiscatus*. The two first mentioned pairs form a group of four, which is equally distant from *flavidus* and *insolutus*, the latter two being no more closely interrelated either.

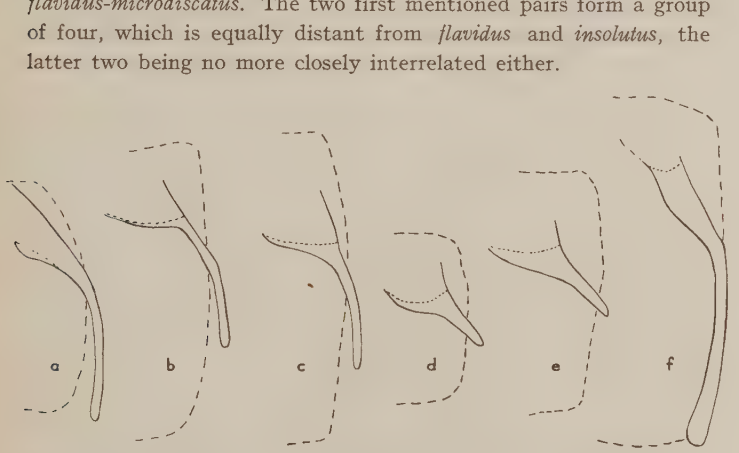


Fig. 14. Lateral filaments of *a insolutus, b cintranus, c trimaculatus, d fennicus, e crenaticornis, f flavidus.*

This system is not to be taken as a phylogenetic one: it is merely typological. Typology implies a system arrived at by taking into account all features provided by morphology (including embryology and cytology), physiology and genetics, in doing which wholes should be duly recognized and given their appropriate values. A typological system (natural system) ought not to include species from different geological periods. It should always be a system on one time level. Contrary to Hayata and Du Rietz I am of the opinion that it is possible to arrange the species in a definite typological system like this, but one cannot always proceed as far as dichotomy, because obviously at certain times and in certain groups the production of

new species has been so rapid that hundreds may typologically differ to an equal extent. Hence, some groups, an example of which I think we have in the flowering plants, will show subdivisions with many co-ordinate subgroups, which must be with purpose treated as a »dynamic» mass when we are dealing with them. Fortunately in insects the genital armature provides many morphological sub-whole differences even when the other parts do not. As a matter of fact, in *Insecta*, as in the case of *Cyrnus*, one often can construct the typological system merely from evidence given by the sub-whole of the genital apparatus.

In possession of this typological system a supporter of the theory of evolution cannot avoid asking: does it give any information as to the phylogeny of the species concerned? Generally it has been customary simply to translate the typological system into a phylogenetic one (Fig. 16 a). Some doubters among biologist, however, prefer to deny the question altogether. In my opinion a certain, but limited, amount of information can be got out of a typological system. If this were not possible the evidence for the evolutionary theory drawn from the possibility of arranging the living beings into a typological system would be invalid.

It seems very unlikely that a typological similarity would have arisen by convergence, although that may have often happened to single features. I therefore venture to assume that the typological similarity we now find has never been less, *i. e.* the species or higher groups showing it have not diverged typologically more than they differ now, since they branched off from the common stock. However, the typological system does not give any support to the assumption that the lines of evolution have generally diverged at an equal rate in every case. On the contrary we must think that the rate of divergence has been very different. Thus it may have happened that the lines of evolution represented by say two near related species have been separated for a longer time than either of those from a third line, which now lies typologically more remote. Examples of such possibilities are to be seen in Fig. 16 b—f. Theoretically even such possibilities as are to be seen in Fig. 16 g—h must be considered. In all those cases the same rule holds good, how-

ever: the types of different range all converge back to a common base, although the fusion points may come in different order. Even species now forming another genus may have branched off somewhere and diverged at a still greater rate.

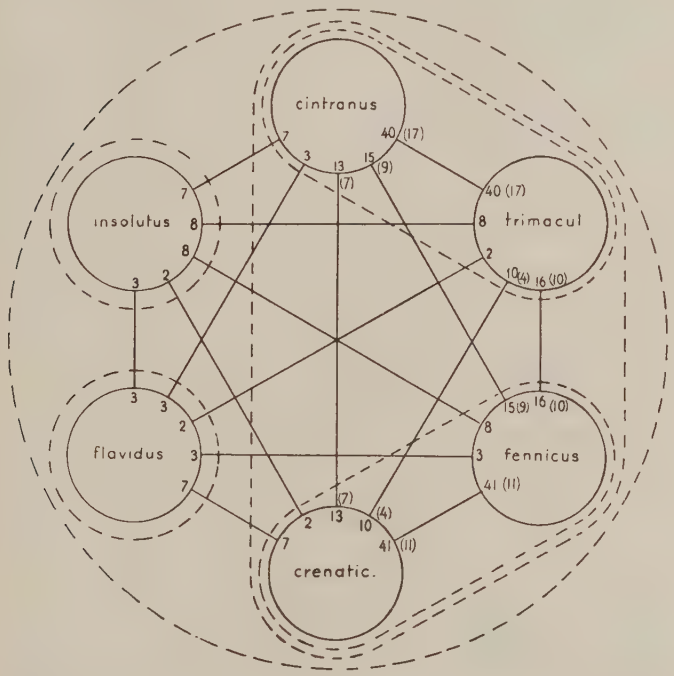


Fig. 15. Typological system of the genus *Cyrnus*. For details see the text.

From the diagram Fig. 15 you will find that *insolutus* comes nearer to the *cintranus-trimaculatus* group and *flavidus* to the *crenaticornis-fennicus* group, the latter owing to resemblance to *crenaticornis* only, *fennicus* being more like *insolutus*. This I think affords a certain amount of evidence that *insolutus* and *flavidus* may be phylogenetically concerned with these two groups respectively. The

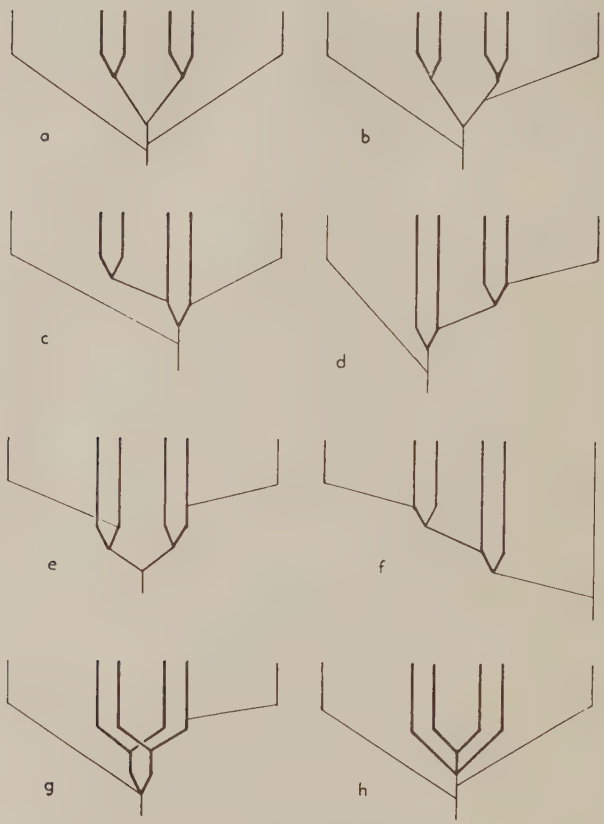


Fig. 16. Some phylogenetic possibilities which are in agreement with the typological system of Fig. 15. The vertical lines represent the species, arranged in the order adopted in the present paper. The distances between these correspond to the degrees of typological similarity and the slope of the backwards converging lines the relative rates of divergence.

phylogenetic diagrams Fig. 16 have been designed on such an assumption.

If we knew the typological system of every time level the question as to which of these evolutionary possibilities is the true one would be solved simply by piling them on top of one another. The information given us by palaeontology is unfortunately mostly very imperfect, but, it is true, it may help us considerably in certain cases. In most cases we must, rely upon biogeography (and ecology), as well as hypotheses based on assumptive rules of how evolution works.

Although the geographical distribution of *Cyrnus* is incompletely known in detail, a consideration of the general trends reveal some interesting points. *C. trimaculatus* does not occur in southernmost Europe, but is there replaced by its close ally *C. cintranus*. *C. crenaticornis* does not occur in the North, but is there replaced by *C. fennicus*. (*C. flavidus* and *C. microdiscatus* seem to be a similar pair.) These facts I think exclude the possibilities of Fig. 16 g and h. *C. insolutus* has no partner. Its scattered occurrence throughout the Western part of continental Europe from Fennoscandia to Iberia suggests an old specialized branch on the way to becoming extinct. I think this makes possibilities like Fig. 16 e and f highly improbable. We are thus left with the possibilities a—d, among which it is difficult to make a choice with any degree of certainty.

There are three steps in taxonomical procedure.

At first the species are described and classified with regard to the features suitable for one's particular purpose, different on different occasions. This step could appropriately be called the classificatory step, as it is identical with the classification of objects in the sense of the doctrine of logic.

As a second step one endeavours to put the species in a definite order according to all their characters. The aim is the typological system and the procedure could equally well be called systematics as typology, the former I think in the past having mostly implied the latter.

The third and last step is the phylogenetic one, by which we hope to be able to tell how the lines of evolution run.

A point worth while considering is that the second step necessarily rests on the first, and the third on the second. So you cannot work on phylogeny without being a typologist (systematist) and you cannot work on typology without being a classifier. On the other hand you can classify without knowing typology and you can typologize without knowing phylogeny. This has been the succession in the history of biology.

Classification, systematics (typology) and phylogeny are so closely connected that they ought to be considered as one branch of biology, which may be called taxonomy, this being the word least affected by any particular view.

Die in Finnland gefundenen Arten der Gattung Campoplex Grav. (Hym. Ich.)

Von

Wolter Hellén.

Die ersten Angaben über in unserem Lande gefundene Vertreter der Ophionidengattung *Campoplex* wurden von I. L. C. Gravenhorst (1829) gemacht. Er hatte von C. R. Sahlberg eine hauptsächlich aus Åbo stammende Sammlung erhalten, in welcher die Arten *C. falcator* Thunb. (mixtus Grav.) und *C. pugillator* Grav. vorhanden waren. Diese beiden Arten wurden sodann dreissig Jahre später von W. Nylander (1858—59) von anderen Orten in Finnland erwähnt. In seiner Monographie der skandinavischen *Campoplex*-Arten verzeichnet A. E. Holmgren (1872), der durch F. Mäklin eine Sendung aus unserem Lande erhalten hatte, nachfolgende, sechs Arten, *delusor* Thunb. (stragifex Först.), *anceps* Holmgr., *bucculentus* Holmgr., *nitidulator* Holmgr., *pineticola* Holmgr. und *victor* Thnbg (monozonus Först.), die damals alle neu für das Gebiet waren. Im folgenden Jahre werden von F. W. Woldstedt (1873) ebenfalls sechs Arten dieser Gattung erwähnt, worunter die früher aus unserem Lande nicht bekannten *carinifrons* Holmgr., *cultrator* Grav. und *lapponicus* Holmgr. Schliesslich werden noch von R. Krogerus (1932, 1934) die Arten *cantator* Deg. (canaliculatus Först.) *foveolatus* Först., *obliteratus* Hlmgr., *sobolicida* Först. und *xenocamptus* Först. aus Finnland angemeldet.

Die nachfolgende Bearbeitung der einheimischen *Campoplex*-Arten ist in erster Linie nach den Kollektionen des Zoologischen Museums der Universität in Helsingfors und meiner eigenen Sammlung ausgeführt. Einige Beiträge haben auch die finnische Universität

in Turku (Åbo), Direktor Th. Grönblom, mag. phil. E. Lindqvist und mag. phil. A. Nordman, welcher letztgenannte eine bedeutende Sammlung gezüchteter Schlupfwespen besitzt, geliefert.

Die Zahl der aus Finnland bekannten Arten, die bisher 15 betrug, ist jetzt bis 35 angewachsen. Eine ganze Reihe von Arten ist jedenfalls noch bei uns zu erwarten, was daraus zu schliessen ist, dass in unserem Nachbarland Schweden nach Tullgren & Wahlgren (1920—22) nicht weniger als 57 Arten angetroffen worden sind.

1. *C. carinifrons* Holmgr. (1873 Woldstedt p. 76), ♂, ♀. Von Th. Grönblom aus *Notodonta ziczac* gezogen.

Al. Föglö (Hellén); *Ab.* Pargas (E. Reuter), Finby (Elfving), Nystad (Hellén); *N.* Tvärminne (Lindqvist), H:fors (Nylander, Lindqvist, Tuomikoski), Porvoo (E. Suomalainen); *Ka.* Urpala (Mäklin); *Ta.* Birkkala (Grönblom), Tammerfors (Woldstedt), Hauho (Hellén), Hattula (Wegelius), Janakkala (Abt); *Sa.* Heinola (Seppälä); *Kl.* Uuguniemi (Appelberg).

2. *C. mactator* Först. ♂, ♀. *Al.* Föglö (Hellén); *Ab.* Karislojo (Hk. Lindb.); *N.* Tvärminne (Lindqvist); Snappertuna (Nordman), H:fors (Nylander, Hellén); *Ik.* Kuolemajärvi (Ivaschinzoff), Sakkola (Hellén); *St.* Karkku (Hellén); *Ta.* Birkkala (Grönblom), Janakkala (Abt); *Kl.* Impilaks (Woldstedt).

3. *C. rugifer* Först. ♂, ♀. *Ab.* Pargas (Nordman), Nystad (Hellén), Uskela (E. J. Bonsd.); *N.* Helsinge (J. A. Palmén), Porvoo (E. Suomalainen); *Ka.* Urpala (Mäklin); *Ik.* Metsäpirtti (Pulkkinen), Terijoki (Hellén); *Ta.* Hattula (L. v. Essen); *Kl.* Impilaks (P. Suomalainen); *Sb.* Kuopio (Levander).

4. *C. cantator* Deg. (infestus Först.; canaliculatus Först.) — (1932 Krogerus p. 129) ♂, ♀.

Die Ausbildung der Runzeln in der Stirn und am Mediansegment ist sehr variabel, weshalb die Ansicht Holmgrens (1872 p. 22), dass *infestus* mit dieser Art zu vereinigen ist, richtig sein dürfte. Bei allen unseren ♂♂ sind die Hinterschenkel ganz schwarz. — Ein uns von Gravenhorst als *mixtus* gesandtes Stück gehört auch hierher, gleichwie die meisten von Woldstedt als *mixtus* determinierten Exemplare.

Von A. Nordman aus *Pterostoma palpina* und von Th. Grönblom aus *Notodonta dromedarius* gezogen.

Ab. Pargas (Nordman), Uskela (E. J. Bonsd.), Karislojo (Forsius, Krogerus, Hellén); *N.* Tvärminne (Hellén), Helsinge (Hellén), H:fors (Nylander, Lindqvist, Nordman); *Ta.* »Tavastia» (Hjelt), T:fors (Wegelius), E. Pirkkala (Grönblom), Lempäälä (Frey), Sysmä (Hellén); *Sa.* Kesälaks (Appelberg), Heinola (Seppälä), Villmanstrand (Wester-

lund); *Kl.* Impilaks (Woldstedt), Uuguniemi (Appelberg); *Oa.* »Bothn. or» (coll. Wasastj.); *Tb.* Jyväskylä (Kari), Viitasaari (Woldstedt); *Sb.* Leppävirta (Enwald); *Kb.* Korpiselkä (Montell); *Om.* Haapavesi (Hele-Lus), Lohtaja (Vuorentaus).

5. *C. falcator* Thunbg. (**mixtus** Gravenhorst 1829 p. 603, 1859 Nylander p. 246, 1873 Woldstedt p. 76) ♀. *Ab.* Pargas (Nordman), Nystad (Hellén), Uskela (Mäklin), Karislojo (Frey); *N.* Snappertuna (Nordman); *Ka.* Viipuri (Thuneberg); *Ta.* Birkkala (Grönblom), Hattula (Wegelius); *Oa.* »Bothn. or.» (coll. Wasastj.).

ab. *flaviscapus* (Thom.) ♀. Fühlerglied 1 gelb, sonst wie Nominatform. — THOMSON hat (Opusc. Ent. p. 1061) nach einem ♂ Exemplar die Art *flaviscapus* beschrieben, die sich hauptsächlich durch Farbenmerkmale von den nahestehenden Arten unterscheidet. Als besonderes Charakteristicum erwähnt er das gelbe 1. Fühlerglied. Vermutlich ist *flaviscapus* nur eine Aberration von irgend einer anderen Art und vielleicht gerade von *falcator* Thunbg.

N. Helsingfors: Bot. trädg. 7/9 1914 (Lindqvist).

6. *C. obliteratus* Holmgr. ♂, ♀. (1934 Krogerus p. 340). Von TH. CLAYHILLS aus *Pterostoma palpina*, von R. FORSIUS aus *Pygaera* sp. (? *pigra*) und von TH. GRÖNBLOM aus *Notodonta dromedarius* gezogen. *Al.* Föglö (Hellén); *Ab.* Runsala (Clayhills), Karislojo (Krogerus), Lohja (Tuomikoski); *N.* H:fors (Nylander), Helsinge (Forsius); *Ta.* Birkkala (Grönblom), Hattula (Wegelius); *Oa.* »Bothn. or.» (coll. Wasastj.).

7. *C. oxyacanthae* Boie ♀. *Ik.* Vammeljoki (E. Kivirikko).

8. *C. angustatus* Thoms. ♂, ♀. *Al.* »Aland» (Tengström); *Ab.* Lojo (Hk. Lindb., Hellén) Pargas (E. Reuter); *Ik.* Vammeljoki (E. Kivirikko), Valkjärvi (M. Herz); *Ta.* Tammerfors (Elmgren); *Sa.* Lappvesi (A. Berg); *Kb.* Uuguniemi (Appelberg); *Om.* G. Karleby (Hellström); *Ob.* Uleåborg (Nylander).

9. *C. nitidulator* Holmgr. ♂, ♀. (1872 Holmgren p. 27). *Al.* »Åland» (Sievers), Finström (Hellén); *Ab.* Pargas (Lindqvist), Nystad (Hellén), Karislojo (Forsius, Hellén); *N.* Helsinge (Frey, E. Kivirikko); *Ik.* Terijoki (Hellén); *Ta.* Kangasala (Bj. Wasastjerna); *Sa.* Villmanstrand (Westerlund).

10. *C. splendens* Thoms. ♂. Von dieser Art war das Männchen nicht früher bekannt. Obgleich die beiden Exemplare, die ich hierher ziehe, in einigen Punkten von der Beschreibung des Weibchens abweichen, lasse ich sie vorläufig hier stehen bleiben. — Die Tegulae und die vorderen und mittleren Beine mit Ausnahme der Basis der Hüften sind gelb. Die Segmente 2—4 sind rot, das 2 oben mit langer schwarzer Rückenstrieme, das 4 am Ende ± schwarz. Rücklaufender Nerv etwas vor der Mitte der Areola.

Ik. Walkjärvi (Appelberg); *Sb.* Tuovilanlaks (Lundström).

11. *C. cultrator* Grav. ♀. (1873 Woldstedt p. 77). *Ab.* Lojo (Hd. Lindb.); *Ta.* Tammerfors (Woldstedt), Aitolahti (Saarinen).

12. *C. pugillator* L. (1829 Gravenhorst p. 609, 1859 Nylander p. 246, 1873 Woldstedt p. 76, 1934 Krogerus p. 340.) *Al.* Föglö (Forsius); *Ab.* Bromarf (Fabricius), Nystad (M. Hellén, Hellén), Uskela (Mäklin, E. J. Bonsd.), Lojo (Krogerus); *N.* Lappvik (L. v. Essen), Tvärminne (Vuorentaus, Nordman, Hellén), Helsinge (Bj. Wasastj., Hellén), Porvoon pit. (E. Suomalainen); *Ka.* Hogland (Hellén), Viborg (Hellén); *Ik.* »Isthm. car.» (Siltala), Terijoki (Lampe), Muolaa (Wegelius); *Ta.* Kangasala (Bj. Wasastj., Y. Kangas), Aitolahti (Saarinen); *Sa.* Joutseno (Hellén); *Kl.* Sordavala (S. Sahlb.), Kirjavalahti (Hellén); *Tb.* Keuru (Hellén).

13. *C. delusor* Thunbg (stragifex Först.) — (1872 Holmgr. p. 31). Die Verbreitung der roten Farbe ist bei dieser Art sehr variabel. Am Hinterleib ist bisweilen das 4 Segment am Ende schwarz; inzwischen ist wieder das 5 Segment in der unteren Hälfte rot. Auch die Hinterschenkel sind nicht selten am Ende rot.

Al. Mariehamn (Hellén); *Ab.* Houtskär (Hellén), Pargas (Reuter, Lindqvist), Uskela (E. J. Bonsd.), Karislojo (Forsius, Frey, Hellén), Lojo (Krogerus); *N.* Tvärminne (Nordman), Kyrkslätt (Frey), Esbo (Poppius), Helsinge (Palmén), H:fors (Nylander, Tengström, Lindqvist), Porvoo (E. Suomalainen), Pärnå (Frey); *Ka.* Hogland (Sievers), Viborg (Hellén), Antrea (Thuneberg); *Ik.* Rautus (Appelberg), Galitzina (Ehnberg); *Ta.* Birkkala (Grönblom), Kangasala (Bj. Wasastj.), Ruovesi, Aitolahti (Saarinen), Sääksmäki (Hellén), Nastola (Heinänen), Hattula (L. v. Essen); *Sa.* Joutseno (Hellén); *Kl.* Kirjavalaks (Poppius, Rantalainen), Salmis (Westerlund), Sortavala (Kanerva); *Oa.* »Bothn. or.» (Wasastj.); *Tb.* Keuru (Elmgren); *Sb.* Kuopio (Westerlund, Levander); *Om.* Haapavesi (Helenius), Pedersöre (Storå), Kempele (Vuorentaus); *Ob.* Oulu (Vuorentaus), Ylitornio (Hellén); *Le.* Kilpisjärvi (Hellén). — *Kon.* Petrosawodsk (Günther).

13 a. *C. foveolatus* Först. (1934 Krogerus p. 340). *Ab.* Karislojo (Krogerus).

14. *C. insignitus* Först. ♀. *Ta.* Janakkala (Abt); *Kb.* Ilomants (Woldstedt).

15. *C. xenocamptus* Först. ♂, ♀. (1934 Krogerus p. 340.) Nervellus bisweilen unter der Mitte gebrochen. *Al.* Jomala (Hellén); *Ab.* Pargas (Reuter), Karislojo (Hellén), Lojo (Forsius), Sammatti (Krogerus), Nystad (M. Hellén); *N.* Esbo (Poppius), Porvoo (E. Suomalainen); *Ka.* Viipuri (Thuneberg); *Ik.* Terijoki (Lampe); *St.* Karkku (Hellén); *Ta.* Ylöjärvi (Frey), Tavastehus (Hellén), Kangasala (Frey), Janakkala (Abt), Lempäälä (Elmgren), Hollola (Anttila), Sysmä (Hellén); *Sa.*

Taipalsaari (Mäklin); *Kl.* Sordavala (S. Sahlb., Tiensuu); *Oa.* Vasa (Lingonblad); *Tb.* Keuru (Hellén); *Sb.* Kuopio (Fabricius); *Kb.* Joensuu (Thuneberg).

16. *C. anceps* Holmgr. ♂, ♀. (1872 Holmgren p. 43). Die ohrförmige Ausbildung der Fühlergruben ist beim ♂ bisweilen ziemlich undeutlich und es scheint nicht unmöglich, dass *anxius* Först. auf solchen Stücken beschrieben worden ist.

Ab. Korpo (Reuter), Lojo (Forsius, Linnaniemi); *N.* Hangö, Helsinge (Hellén), Hoplax (Johansson), H:fors (Woldstedt); *Ka.* Hogland (I. Hellén); *Ta.* Tammerfors (Elmgren), Birkkala (Grönblom), Hauho (Hellén); *Tb.* Keuru (Elmgren); *Sb.* Kuopio (Westerlund, Levander); *Kb.* Polvijärvi (Grönvik); *Ob.* Ylitornio (Hellén).

17. *C. pineticola* Holmgr. ♂, ♀. (1872 Holmgren p. 45). *Ab.* Pargas (Nordman), Karislojo, Lojo (Hellén); *N.* Tvärminne (Wegelius, Nordman, Hellén); *Ta.* Birkkala (Grönblom), Hattula (Wegelius), Sysmä (Hellén).

18. *C. confusus* Först. ♀. *Ab.* Karjalohja (Linnaniemi); *N.* Porvoon pit. (E. Suomalainen); *Ik.* Kuolemajärvi (Ivaschinzoff); *Sa.* Lappvesi (Berg); *Tb.* Viitasaari (Valle); *Kb.* Joensuu (Thuneberg); *Om.* Haapavesi (Helenius).

19. *C. lapponicus* Holmgr. ♂, ♀. (1873 Woldstedt p. 77.) Bei unserem einzigen ♂-Stück sind die Hinterschienen mit Ausnahme der äussersten Basis und der äussersten Spitze rot.

Kb. Uuguniemi (Appelberg); *Le.* Enontekis (J. Sahlb.); *Li.* Inari (Poppius); *Lps.* Fl. Lutto (Poppius). — *Lapp. ross.* Imandra (J. Sahlb.).

20. *C. bucculentus* Holmgr. ♂, ♀. (1872 Holmgren p. 50.) *Ab.* Tenala (v. Essen); *Ik.* Metsäpirtti (Pulkkinen).

21. *C. subcinctus* Först. ♂, ♀. *N.* Porvoon pit. (E. Suomalainen); *Ik.* Terijoki (Hellén); *Kb.* Polvijärvi (Woldstedt).

22. *C. spinipes* Thoms. ♀. *Ka.* Antrea (Aro).

23. *C. notabilis* Först. ♀. *Al.* Jomala (Hellén); *Ik.* Terijoki (Hellén); *Kl.* Jaakkima (Forsius).

24. *C. juvenilis* Först. ♀. Steht *victor* Thunb. sehr nahe, unterscheidet sich aber durch etwas schärfer gekielte Stirn und kürzeren Bohrer.

Kb. Uuguniemi (Appelberg); *Li.* Enare (Poppius).

25. *C. victor* Thunbg. (monozonus Först. — 1872 Holmgren p. 53; floricola Grav. — 1873 Woldstedt p. 77.) *Al.* Eckerö (Krogerus, Hellén), Finström, Jomala (Hellén); *Ab.* Finby (Elfving), Nystad, Karislojo (Hellén), Karis (Frey); *N.* Tvärminne (Linnaniemi, Nordman, Grönblom, Suomalainen), Helsinge (Hellén), H:fors (Nylander, Tengström), Pärnå (Forsius); *Ka.* Jääski (Grönblom); *Ik.* Kuolemajärvi (Ivaschinzoff), Pyhäjärvi (Thuneberg), Terijoki (Hellén), Ollila (Lahti-

virta); *St.* Ytterö (Krogerus); *Ta.* »Tavastia» (Hjelt), Hattula (L. v. Essen), Aitolahti (Saarinen); *Sa.* Kangasniemi (Sundman), Mäntyharju (Frey); *Kl.* Hiitola (L. v. Essen), Impilahti (Woldstedt, Westerlund), Salmis (Woldstedt), Lac. Jänisjärvi (Hammarström); *Oa.* Bothn. or. (coll. Wasastj.); *Tb.* Saarijärvi (Woldstedt), Keuru (M. Hellén, Hellén); *Sb.* Kuopio (Westerlund, Levander), Tuovilanlaks (J. A. Palmén); *Kb.* Ilomants (Woldstedt, Grönvik), Eno (Woldstedt, Grönvik), Polvijärvi, Juuga, Pielis (Grönvik); *Om.* G. Karleby (Hellström); *Ok.* Kajaani (Aro), Suomussalmi (Hellén); *Ob.* Oulu (Vuorentaus). — *Car. ross.* (Günther).

26. *C. zonellus* Först. ♂, ♀. (? 1934 Krogerus p. 340). *Ab.* Finby (Elfving); *N.* Dickursby (Hellén); *Ik.* Pyhäjärvi (Krogerus), Terijoki (Hellén); *Ta.* Hattula (L. v. Essen), Aitolahti (Saarinen); *Tb.* Saarijärvi (Woldstedt); *Sb.* Kiuruvesi (J. A. Palmén), Kuopio (Frey); *Kb.* Ilomants (Woldstedt); *Ks.* Paanajärvi (Hellén).

27. *C. stenogaster* Först. ♀. Von dieser Art ist früher nur ein einziges Stück in Aachen gefunden worden. Unser Exemplar wurde gütigst von Dr A. ROMAN in Stockholm determiniert, der das Typusstück in München gesehen hat. — Die Art wird sich von den nahestehenden besonders durch die an der Spitze sehr breiten, blass gefärbten Bohrerklappen unterschieden. Unser Stück stimmt nicht ganz mit der Beschreibung SCHMIEDEKNECHTS überein (l. c. p. 1574), indem das dritte Hinterleibssegment am Ende schwarz gezeichnet ist.

Ka. Antrea (E. Thuneberg).

28. *C. sobolicida* Först. ♀, ♂. (1934 Krogerus p. 340). Beim ♂ sind die Tegulae oft fast ganz hell. *Al.* »Aland» (Mäklin); *Ab.* Hiitis (Reuter), Finby (Elfving), Nystad (M. Hellén), Tenala (v. Essen), Karislojo (Krogerus), Forsius), Lojo (L. v. Essen); *N.* Tvärminne (Krogerus), Helsinge (J. A. Palmén); *Ik.* Metsäpirtti (Pulkkinen), Terijoki (Hellén), Kellomäki, Ollila (Lahtivirta); *Ta.* Hattula, Hartola (L. v. Essen), E. Pirkkala (Saarinen), Hauho (Hellén), Sääksmäki (Kivirikko); *Sa.* Karttula (Westerlund); *Kl.* Sortavala (Tiensuu); *Tb.* Keuru (Hellén); *Ok.* Taivalkoski, Hyrynsalmi (Hellén); *Ks.* Salla (Frey); *Lkem.* Muonio (J. Sahlb.). — *Car. ross.* Tiudie (Poppius).

29. *C. remotus* Först. ♂, ♀. *Al.* Eckerö, Hammarland (Hellén); *Ab.* Nystad (Hellén), Karislojo (Forsius), Lojo (Frey, P. H. Lindb., Hellén); *N.* Esbo (Hellén), Hyvinge (Forsius), Porvoon pit. (E. Suomalainen); *St.* Karkku (Hellén); *Ta.* Birkkala (Grönblom), Hattula (L. v. Essen), Hausjärvi (Bj. Wasastj.), Aitolahti (Saarinen); *Kl.* Sortavala (Hellén); *Oa.* »Bothn. or.» (coll. Wasastj.); *Tb.* Keuru (Hellén); *Sb.* Kuopio (Westerlund); *Ob.* Oulu (Vuorentaus); *Lkem.* Muonio (J. A. Palmén); *Le.* Enontekis (Frey); *Lps.* Salmijärvi (Hellén). — *Lapp. ross.* Kantalaks (J. Sahlb.).

30. *C. incompletus* Bridgm. ♀. *Al.* Kökar (Hellén).

31. *C. annexus* Först. ♀. In der Coll. NYLANDER war ein Stück ohne näheren Fundort vorhanden.

32. *C. luteipes* Thoms. ♂, ♀. *Ik.* Muolaa (Järvi), Kivinebb (Ehnberg).

33. *C. Mariae* D. T. ♂, ♀. Die Hinterschenkel sind bisweilen ganz schwarz.

Ab. Pargas (Nordman); *N.* Tvärminne (Nordman), Hangö, Helsinge (Hellén); *Ka.* Lavansaari, Seiskari (Hellén); *Ik.* Terijoki (Hellén); *Ta.* Birkkala (Grönblom); *Sa.* Taipalsaari (Mäklin); *Om.* G. Karleby (Hellström).

34. *C. limnobius* Thoms. ♂. *Ka.* Tytärsaari (Hellén).

LITERATURVERZEICHNIS.

GRAVENHORST, I. L. C. Ichneumonologia Europaea III. 1829.

HOLMGREN, A. E. Om de skandinaviska arterna av Ophionid-slägtet Campoplex (Bidr. K. Sv. Vet. Akad. Handl. I, 2, 1872).

KROGERUS, R. Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandsgebiete an den Küsten Finnlands (Acta Zool. Fenn. 12, 1932).

—»— Schlupfwespen von den Mooren SW-Finnlands (Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 10, 1934).

NYLANDER, W. Hymenoptera och Diptera i Ladogatrakterna och Österbotten (Not. Sällsk. F. Fl. Fenn. IV. 1858—59).

SCHMIEDEKNECHT, O. Opuscula Ichneumonologica IV, Ophioninae Blankenborg in Thür. 1908.

THOMSON, C. G. Opuscula Entomologica XI. Lund 1887.

TULLGREN, A. und WAHLGREN, E. Svenska insekter, Stockholm 1920—22.

WOLDSTEDT, F. Materialier till en Ichneumonologica Fennica (Bidr. känn. Finl. Natur o. Folk. 21, 1873).

Über die Veränderungen in der Vogelfauna Finnlands während der letzten Jahrzehnte und die darauf einwirkenden Faktoren.

(Vorläufige Mitteilungen.)

Von

Lauri Siivonen und Olavi Kalela.

I. ÜBERSICHT ÜBER DIE VERÄNDERUNGEN.[1])

Verschiebungen in dem südlichen Faunaelement. In den letzten Jahrzehnten hat man, besonders in den nordischen Ländern, sehr deutlich eine rasche Ausbreitung südlicher Vogelarten gegen Norden feststellen können. Jägerskiöld (1919) in Schweden und Kivirikko (1925) in Finnland haben diese Erscheinung zusammenfassend behandelt. In späterer Zeit sind fernere Sonderuntersuchungen über die Ausbreitung einzelner solcher Arten erschienen [in Finnland z. B. Nyström und Idman (1930), P. Palmgren (1935)].

Unter den bekanntesten Beispielen dieser in der Tat sehr weitgreifenden und bemerkenswerten Erscheinung zählt die schnelle Zunahme einer Reihe von südlichen Wasser- und Strandvögeln — *Nyroca f. ferina* (L.), *Podiceps c. cristatus* (L.), *Vanellus vanellus* (L.), *Larus r. ridibundus* (L.), *Fulica a. atra* L. u. a. — im südlichen und mittleren Finnland. So war z. B. die Tafelente vor ungefähr 50 Jahren nur einige Male im südlichsten Finnland gefunden worden. Jetzt bildet

[1]) Die Behandlung der in dieser Schrift berührten Fragen ist durch die Felduntersuchungen veranlasst worden, welche die Verfasser in den letzten Jahren in Süd- und Mittelfinnland, L. Siivonen in der Umgebung von Pieksämäki (vgl. L. Siivonen 1936 a), O. Kalela in dem Seengebiet von Kokemäenjoki (vgl. O. Cajander 1934), getrieben haben.

sie schon einen bemerkenswerten Teil des Vogelbestandes geeigneter Seen sogar so weit nördlich als in den durch üppige Vegetation gekennzeichneten Seen in dem nördlichen Teil der Landschaft Savo (ca 63° N, 27° O) (Reinikainen 1935 b). Als Beispiel der Ausbreitung der Lachmöwe mag ihre Zunahme in der Gegend von Helsinki erwähnt werden. Das erste nistende Paar wurde im Jahre 1864 in der Brachwasserbucht bei Vik festgestellt. Im Sommer 1904 schätzte R. Palmgren (1913, S. 194) die Anzahl der Paare auf 300 und in den Sommern 1934—36 nisteten in der Gegend 5,000—10,000 Lachmöwenpaare (nach der Einschätzung von Herrn Stud. O. Hytönen, die er freundlichst zu unserer Verfügung gestellt hat). Entsprechende, wenn auch nicht so grosse Zahlen umfassende, Beispiele könnten auch von anderen Teilen Süd- und Mittelfinnlands angeführt werden, z. B. von der Gegend um Kuopio (Reinikainen, 1935 a und b) und von der Umgegend von Tampere (61° 30' N, 24° O).

Von anderen Vögeln ist *Phylloscopus s. sibilatrix* (Bechst.), der vor 50 Jahren nur in Südfinnland als ein seltener Brutvogel auftrat, schon bis in Kuusamo (66° N, 29° O) (Waaramäki 1937) gefunden worden, während er in Süd- und Mittelfinnland an manchen Orten schon ziemlich häufig ist. *Strix a. aluco* (L.) wurde zum ersten Mal im Jahre 1875 beobachtet. Heutzutage ist der Waldkauz sogar so weit nördlich als in der Gegend von Kuopio die gewöhnlichste Eulenart (Reinikainen 1935 b). *Turdus m. merula* (L.) wurde im Jahre 1893 erstmalig brütend in Finnland gefunden. Jetzt nistet die Amsel schon ziemlich häufig in den Küstengegenden Südwest- und Südfinnlands und wird hie und da sogar in Mittelfinnland brütend angetroffen. Diese Aufzählung könnte noch lange fortgesetzt werden, wir haben hier nur die augenfälligsten Beispiele angeführt. Es ist unseren Feldornithologen bekannt dass die erwähnte Erscheinung bis in den letzten Jahren auffallend gewesen ist. So sind z. B. die meisten der Lachmöwenkolonien vom südlichen Teil der Landschaft Häme in den letzten Jahren entstanden; in der selben Zeit ist auch z. B. *Parus c. caeruleus* (L.) augenscheinlich allgemeiner geworden. Die Einwanderung einer Reihe südlicher Arten in Nord-Savo fällt ebenfalls in die allerletzte Zeit.

Einige, dem südlichen Vogelelemente unseres Landes angehörigen Arten, haben zwar in den letzten Jahrzehnten einen Rückgang gezeigt. Solche sind z. B. *Oriolus o. oriolus* (L.) und *Coturnix c. coturnix* (L.). Aber sie bilden jedoch eine offenbare Minorität im Vergleich mit den vordringenden Arten.

Man kann also im allgemeinen feststellen, dass die Ausbreitung des südlichen Vogelelementes, die sich auf mindestens 20—30 biologisch sehr verschiedene Vogelarten bezieht, während der siebziger und achziger Jahre angefangen hat. Nach einer am Anfang des Jahrhunderts in Bezug auf mehrere Arten festzustellenden kurzen Pause, macht sich die Ausbreitung wieder merkbar um gerade in der letzten Zeit besonders kräftig zu erscheinen.

Verschiebungen in dem nördlichen Faunaelement. Bei der Erörterung der Veränderungen in der Vogelfauna ist es beinahe unbeachtet geblieben, dass *viele nördliche (zunächst hochboreale) Vogelarten sich ganz deutlich gegen Norden zurückgezogen haben und schon von ziemlich grossen früheren Brutgebieten verschwunden zu sein scheinen. Diese Erscheinung tritt zur selben Zeit auf wie die Ausbreitung der südlichen Arten, nämlich vom letzten Teil des vergangenen Jahrhunderts anfangend.* Diese Tatsache ist weniger auffallend gewesen, weil die in Frage stehenden Arten ihre südlichen Brutstätten in wenig bewohnten Gegenden haben, wo sie ein verhältnismässig unbeachtetes Leben führen. Dazu kommt noch der Umstand, dass alte Mitteilungen, die nicht der gegenwärtigen Lage entsprechen, zum Teil auch in den modernsten Handbüchern beibehalten worden sind, ohne dass das Alter der Beobachtungen hervorgehoben worden wäre. Wenn man die alten ursprünglichen Mitteilungen mit den heutigen vergleicht, in Gegenden wo vogelfaunistische Untersuchungen während längerer Zeit getrieben worden sind [z. B. in der Gegend von Kuopio, von der u. a. J. v. Wright (1857), E. W. Suomalainen (1909) und Reinikainen (1935 a und b) Lokalfaunen oder andere faunistische Mitteilungen veröffentlicht haben] scheint es doch unzweifelhaft, dass Arten wie *Cractes i. infaustus* (L.), *Numenius ph. phoeopus* (L.), *Colymbus stellatus* Pontopp. und *Lagopus l. lagopus* (L.) in Mittel- und Südfinnland offenbar abgenommen haben. Die meisten

Mitteilungen über das Vorkommen z. B. des Unglückshähers in den südlichsten Teilen von Häme, ja sogar bis zu den Gegenden von Helsinki und Turku (60° 25' N, 22° 20' O), sind mehrere Jahrzehnte alt. Dieselbe Art war nach völlig zuverlässigen Mitteilungen Ende des vorigen Jahrhunderts häufig in der Gegend von Pieksämäki (62° 15' N, 27° O), sie wurde noch vor etwas mehr als zehn Jahren im Herbst und Winter in verschiedenen Teilen des Kirchspiels angetroffen, aber in den letzten Jahren ist sie fast vollkommen verschwunden.[1])

Überwinterung der Zugvögel. Den obengenannten Veränderungen der Vogelfauna sind *die in den letzten Jahren immer häufiger gewordenen Fälle von Überwinterungen von früher typischen Zugvögeln an die Seite zu stellen, die besonders in Süd- und Mittelfinnland oft beobachtet werden.* Die bemerkenswertesten dieser Arten, von denen wir eine grosse Anzahl anführen könnten, sind vielleicht *Corvus c. cornix* L. (Verschiebung des Überwinterungsgebietes nach Nordfinnland!), *Sturnus v. vulgaris* L., mehrere Finkenvögel, wie z. B. *Fringilla c. coelebs* L. und *Chloris ch. chloris* (L.), *Motacilla a. alba* L., einige Entenvögel (in besonders grosser Anzahl *Anas p. platyrhyncha* L.) und Möwenarten [vgl. z. B. Siivonen (1936 a) über die in Rede stehenden Arten und auch die Mitteilungen in Ornis Fennica und Luonnon Ystävä während der letzten 10 Jahre]. Als eine parallele, wenn auch in Bezug auf Südfinnland negative und somit schwerer festzustellende Erscheinung kann hervorgehoben werden, *dass früher in Südfinnland allgemein vorkommende Wintergäste, wie z. B. Pinicola e. enucleator* (L.), *dort immer seltener zu werden scheinen.*

Sind entsprechende Verschiebungen in der Vogelfauna in früheren Zeiten nachweisbar? Die ornithologische Forschung in Finnland ist so jung, dass ein Ziehen von diesbezüglichen Schluss-

[1]) Auch in Bezug auf den Zurückgang nördlicher Arten gibt es wenigstens eine deutliche Ausnahme nämlich die vom Osten eingewanderte *Emberiza rustica* Pall., die bekanntlich während der letzten Jahrzehnte in Fennoskandia merkbar allgemeiner geworden ist und ihr Gebiet z. B. gegen Südwestfinnland zu deutlich erweitert hat.

folgerungen sehr gewagt ist. JÄGERSKIÖLD (1919), der solche Erscheinungen in früheren Zeiten für wahrscheinlich hält, erwähnt zur Begründung seiner Auffassung in Schweden gemachte Beobachtungen, welche Fluktuationen in der Verbreitung des Sprossers, *Luscinia luscinia* (L.) wahrscheinlich machen. Zu LINNÉ's Zeiten, also Anfang und Mitte des 18. Jahrhunderts, wird der Sprosser als bis zu der Gegend von Stockholm vorkommend erwähnt. Später verschwand die Art von diesen nördlichen Brutplätzen, aber in den letzten Jahrzehnten hat sie wieder angefangen nach Norden vorzurücken. — Auf jeden Fall scheint die obengenannte deutliche »Versüdlichung» in der Vogelfauna *nur* die genannten letzten Jahrzehnte zu betreffen.

2. DIE EINWIRKUNG DER STANDORTSFAKTOREN AUF DIE VERÄNDERUNGEN DER VOGELFAUNA.

Die Verbreitungsfluktuationen der vorhergenannten drei Vogelgruppen scheinen mehr oder weniger unabhängig von einander stattgefunden zu haben. Die Tatsachen geben im Allgemeinen keinen Grund zur Annahme, dass z. B. die Ausbreitung der südlichen Einwanderer die primäre Erscheinung sei, die den Rückzug der nördlichen Arten bedingt hätte, dass also die südlichen Arten die nördlichen verdrängt hätten. Der Umstand, dass sich die Fluktuationen der verschiedenen Gruppen zur selben Zeit sehr kräftig geltend gemacht haben, deutet ferner daraufhin, dass sie wenigstens im Grunde genommen von denselben Ursachen abhängig sind. Dieses schliesst natürlich nicht die Möglichkeit aus, dass sich besonders unter den südlichen Einwanderern Formen befinden können, deren Ausbreitung z. B. durch innere Faktoren (»œkologische Mutationen») bedingt ist, oder zu den womöglich noch stattfindenden allmählichen postglazialen Verschiebungen gehört.

Unter den Faktoren, die in die Naturverhältnisse der in Frage stehenden Gegenden bedeutende Veränderungen bewirkt haben, welche die Besiedelungsfähigkeit der genannten Arten in der letzten Zeit beeinflusst haben könnten, zählen unzweifelhaft die verschiedenen

Kultureinflüsse zu den wichtigsten. In diesem Zusammenhang mag auf Schnurre (1921) und, besonders in Bezug auf Finnland, auf die Untersuchungen von O. Cajander (1934) und P. Palmgren (1935) hingewiesen werden.

Es ist, in grossen Zügen, deutlich, dass die südlichen Vogeleinwanderer sich im allgemeinen nach den fruchtbarsten Teilen unseres Landes hin ausgebreitet haben (vgl. O. Cajander 1934). Die menschliche Besiedelung hat sich ebenfalls auf diese Gegenden konzentriert und die Brutstätten der neuen Vogelansiedler sind demzufolge im allgemeinen deutlich kulturgeprägt. Die Blaumeise tritt häufig als Parkvogel auf; die Ausbreitung von *Phylloscopus sibilatrix* ist dadurch befördert worden, dass die Nadelwälder, besonders durch den Einfluss der früher betriebenen Brandwirtschaft, Laub- oder Mischwäldern gewichen sind. Das Vorkommen des Kiebitzes in dem inneren Finnland ist wenigstens zum grössten Teil von der Kultur bedingt (vgl. O. Cajander 1934). Es ist ja auch augenfällig, dass viele der reichsten »Vogelseen» Fennoskandias wie Äyräpäänjärvi in Finnland und Åkern in Schweden, die typischen Brutstätten z. B. der Tafelente und des Wasserhuhns, ihren heutigen Charakter durch nicht vollständig gelungene Senkungen erhalten haben; die üppige Vegetation vieler solcher Seen ist auch durch die Düngung von dem umliegenden Kulturgelände in entscheidender Weise beeinflusst worden. Was besonders den Aufenthaltsorten der südlichen Wasservögel betrifft, muss jedoch gleich betont werden, dass dieselben Arten auch in Seen angetroffen werden, die ziemlich deutlich ausserhalb solcher Kultureinflüsse stehen, und dass man sie zumindest ebenso zahlreich in den Brachwasserbuchten der Küstengegenden verbreitet findet, die nicht in grösserem Masse durch die Kultur verändert worden sind.

Prinzipiell ist auch ein ganz verschiedenartiger Erklärungsgrund denkbar und zwar der, dass die Lebensbedingungen der südlichen Arten auf ihren alten Wohnplätzen sich schnell verschlechtert haben, und dass dieser Umstand die in Rede stehenden Arten gezwungen hat neue Wohnplätze aufzusuchen. In den intensiv bebauten Gegenden Mitteleuropas wird, wie bekannt, die Entwässerung der Felder und die Melioration der Sümpfe sehr energisch betrieben und in der

mitteleuropäischen faunistischen Literatur findet man oft Mitteilungen über die verheerende Einwirkung dieser Massnahmen auf die Vogelfauna. Zugleich haben sich die Wälder Mitteleuropas in immer zunehmendem Grade in gepflegte »Forste» verwandelt; das Areal des Nadelwaldes ist in ihnen auf Kosten des Laubwaldes gewachsen, was nicht ohne Einfluss auf die ursprüngliche Vogelfauna dieser Gegenden gewesen ist.

Die nördlichen Vogelarten haben heutzutage in Finnland ihre südlichsten Brutstätten allgemein in Einödengegenden. In einigen Fällen, man denke nur z. B. an *Anser f. fabalis* (Lath.) und *Cygnus cygnus* (L.), ist es offenbar die fortschreitende Ansiedelung, die den schnellen Rückgang dieser Arten unmittelbar bedingt hat. Ebenso hat die besonders energische Melioration der Moore in der letzten Zeit einen augenscheinlichen Anteil an dem Verschwinden vieler Watvögel und z. B. des Moorschneehuhns gehabt. Aber andrerseits zeigt ein überzeugendes Beobachtungsmaterial z. B. von Pieksämäki und Suonenjoki, dass ein Rückgang der betr. Arten auch in solchen Moorgebieten zu verzeichnen ist, von denen man nicht behaupten kann, dass die Kultur sie beeinflusst hätte.

Nach dem Oberwähnten zu beurteilen scheint sich die Sache so zu verhalten, dass die Kultureinwirkung in vielen Fällen die Ausbreitung südlicher Vogelarten gegen Norden gefördert hat oder sogar ihre Voraussetzung gewesen ist. Andererseits hat die Kultur einige nördliche Arten verdrängt. Es ist auch offenbar, dass verschiedene Kulturfaktoren die Überwinterung mancher Zugvögel befördert haben. Die Klarlegung dieser Erscheinungen verdient und erfordert eine nähere Untersuchung. *Der Einfluss der verschiedenen Kulturfaktoren hat sich jedoch, mehr oder weniger gleichmässig zunehmend, über Jahrhunderte erstreckt. Die auffallende, in einigen Jahrzehnten vollzogene Veränderung der Vogelfauna, die gleichzeitig eine Menge biologisch sehr verschiedener Typen betroffen hat, steht aber in keinem richtigen Verhältnis zu den kulturbedingten Veränderungen der Naturverhältnisse* und lässt sich in vielen wichtigen Fällen überhaupt nicht mit der Entwicklung der Kulturlandschaft in Zusammenhang bringen.

Es scheint auch offenbar, dass die hauptsächliche Erklärung der Erscheinung in anderen, vor allem in klimatischen Verhältnissen zu suchen ist. Jägerskiöld (1919) hat als Grund der Ausbreitung gewisser südlicher Vogelarten in Schweden eine Klimaverbesserung seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts angenommen. Seine Auffassung hat jedoch nicht einmal annährend einstimmige Unterstützung gefunden. So hält z. B. S. Ekman in seinem grossen Werk »Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön» vom Jahre 1922 die Frage für vollends ungelöst. Auch Lönnberg (1924) hat für die Arealverschiebungen einiger südlichen resp. südöstlichen Wasservögel in Schweden eine andere Erklärung vorgeschlagen (vgl. S. 630).

3. ÜBER TEMPERATURVERSCHIEBUNGEN IN SÜD- UND MITTELFINNLAND BESONDERS IN DEM LETZTEN JAHRHUNDERT.

Allgemeines. Nach den neuzeitlichen Klimatheorien, wir weisen nur auf die Darstellungen von Köppen-Wegener (1924) und Auer (1935), sowie speziell in Bezug auf Finnland, auf die neuesten Untersuchungen von Aario (1932), Hyyppä (1933) und Sauramo (1934) hin, endete bekanntlich vor ung. 4,000 Jahren die Zeit eines sich über einige Jahrtausende erstreckenden Wärmeoptimums, während dem z. B. die edlen Laubbäume in Finnland weit nördlicher als heute verbreitet waren und hie und da sogar bedeutende Waldungen bildeten. Um die erwähnte Zeit begann das Klima kälter zu werden, die edlen Laubbäume zu verschwinden und die Südgrenze der Tundra bzw. die Nordgrenze des Waldes sich nach dem Süden zu verschieben. Diese jahrtausendelange Abkühlung dürfte noch im Fortgang begriffen sein. Die letztgenannte Auffassung scheint z. T. mit der allgemeinen Erfahrung in Wiederspruch zu stehen, wonach z. B. die Winter in Süd- und Mittelfinnland in der letzten Zeit aussergewöhnlich milde gewesen sind, und direkte Messungen sowie gewisse Erscheinungen in dem Pflanzenleben, zu denen wir später zurückkommen werden, zeigen auch tatsächlich, dass das Klima im Laufe der letzten Jahrzehnte wärmer geworden ist. Aber es handelt sich

hierbei offenbar um eine im Vergleich mit der jahrtausendelangen Zeit der Abkühlung kurzfristige Fluktuation. Ohne uns weiter in die kausale Seite der Frage zu vertiefen, mag hier nur auf die bekannten Sonnenfleckenperioden hingewiesen werden, welche Wärmefluktuationen von verschiedener Länge entsprechen. In der Tat scheint die kurze Zeit, während der man in den nordischen Ländern faunistische Forschungen getrieben hat, ein paar ziemlich deutliche Wärmewellen zu umfassen (s. S. 624).

Uns interessieren natürlich die Klimaveränderungen am meisten, welche während der Zeit der obenerwähnten, durch Observationen festgestellten deutlichen Veränderungen in der Vogelfauna eingetreten sind. Jägerskiölds Auffassung wurde schon erwähnt. Er stützt sich auf Wallén's (1913) Temperaturuntersuchungen aus der Gegend von Stockholm, aus denen hervorgeht, dass die Temperatur »sich gegen Ende des 18. Jahrhunderts und Anfang des 19. Jahrhunderts auffallend höher hielt, dass sie dann, und besonders nach 1830 auf ein Minimum, das um 1850—1870 erreicht wurde, herunterging und dass sie sich danach wieder im Steigen befindet» (Original schwedisch). Ein Maximum um 1895 wird hervorgehoben. In Norwegen hat Hesselberg (1936) Folgendes festgestellt: Die jährliche Durchschnittstemperatur begann um 1880 zu steigen, und die Steigerung ist in den letzten Jahren am kräftigsten gewesen. Er hat ferner beobachtet, dass die Wärmesteigerung in den Wintermonaten am deutlichsten gewesen ist, wogegen die Sommermonate (besonders Juni) zum Teil sogar kälter geworden sind. Einige in Mitteleuropa gemachten Untersuchungen scheinen in dieselbe Richtung hinzuweisen.

Temperaturbeobachtungen in Helsinki während der jüngst verflossenen Hundertjahrperiode. Herr Professor Dr. J. Keränen, Leiter der Meteorologischen Zentralanstalt Finnlands, hat uns freundlicherweise zum Teil noch unveröffentliches, die Temperatur in Helsinki betreffendes Material (vgl. Keränen 1928), zur Verfügung gestellt. Die Messungen sind im Jahre 1828 angefangen worden. Auf Grund dieses Materials haben wir für jedes Jahr bis 1935 die durchschnittliche Temperatur berechnet 1) *für das ganze Jahr*,

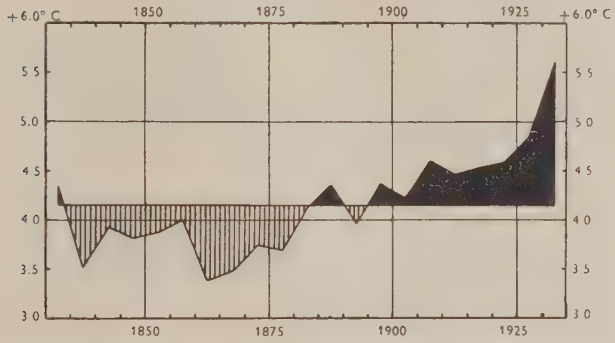


Diagramm 1. Entwicklung der mittleren Jahrestemperatur in Helsinki 1831–1935 (in Fünfjahrperioden). – Die die schwarzen und senkrecht liniierten Areale trennende waagerechte Linie gibt den für die gesamte Beobachtungszeit geltenden Mittelwert an.

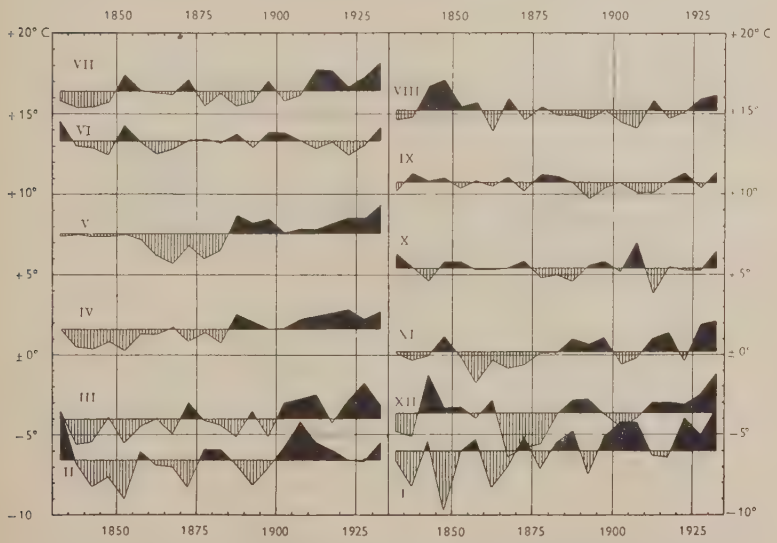


Diagramm 2. Entwicklung der mittleren Monatstemperaturen in Helsinki 1831–1935 (in Fünfjahrperioden). – Die verschiedenen Teildiagramme sind in die gleiche Temperaturskala eingezeichnet.

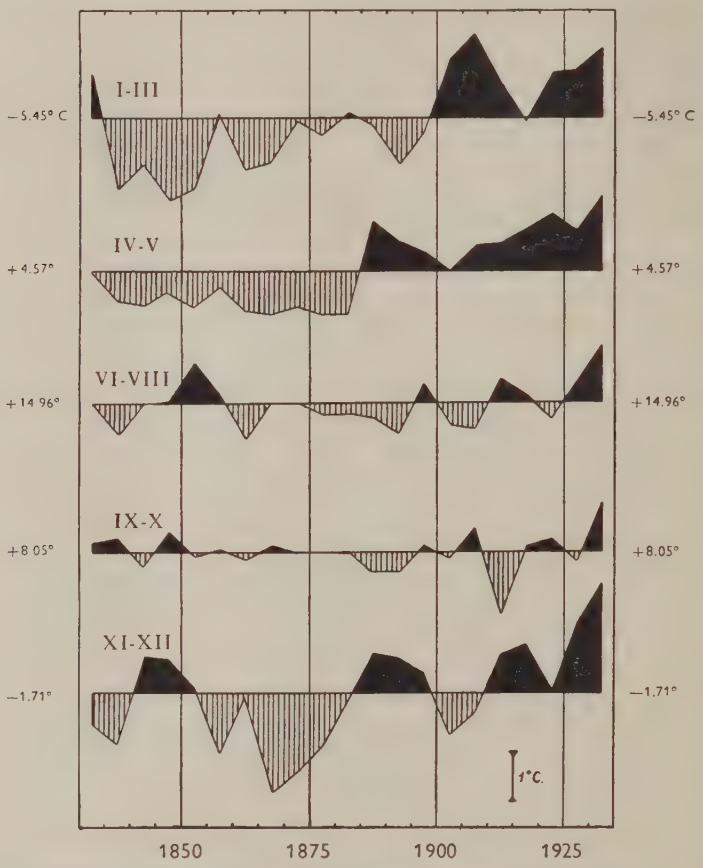


Diagramm 3. Entwicklung der mittleren Temperaturen für Winter (Monate I—III), Frühjahr (IV—V), Sommer (VI—VIII), Vorherbst (IX—X) und Spätherbst (XI—XII) in Helsinki 1831—1935, (in Fünfjahrperioden).

2) *für jeden Monat einzeln*, 3) *für die verschiedenen Jahreszeiten*, die jedoch derart begrenzt worden sind, dass die vom Standpunkte der Vogelfauna besonders wichtigen Zeitabschnitte, das Frühjahr (April

—Mai), der Spätherbst (Now.—Dez.) und der Winter (Jan.—März) besonders hervorgehoben werden. Die Korrektionen, die KERÄNEN (1928 S. 15) vorgeschlagen hat, sind ausgeführt worden. Ferner sind die Werte in den beigefügten Diagrammen auf fünfjährige Perioden ausgeglichen worden (1831—1835, 1836—1840 usw.) um den allgemeinen Verlauf und die Richtung der Temperaturentwicklung deutlich hervortreten zu lassen. Die Veröffentlichung des Zahlenmaterials muss hier unterlassen werden.

In dem Folgenden seien einige Diagramme und Tabellen, welche die Resultate der Berechnungen zusammenfassen, näher besprochen. Diagramm 1 bringt die Entwicklung der jährlichen Mitteltemperaturen. Es zeigt deutlich, dass *die Temperatur vom Anfang des neunzehnten Jahrhunderts bis zu dessen Mitte gesunken ist, so dass ein Temperaturminimum um die Mitte des vorigen Jahrhunderts und etwas danach vorherrschend war. In den siebziger und achtziger Jahren beginnt die Temperatur zu steigen und wir können feststellen, dass wir offenbar jetzt in der wärmsten Periode des untersuchten Zeitabschnittes leben.* Der Unterschied zwischen dem Maximum (1931–35, + 6,0° C) und dem Minimum (1881—85, + 3,7° C) der Temperaturmittel der Fünfjahrperioden ist 2,3°. Diagramm 2. zeigt die Entwicklung der Durchschnittstemperatur während der verschiedenen Monate. Wir beobachten, dass *die späten Herbstmonate, die Monate des Winters und des Frühjahrs sich am deutlichsten und regelmässigsten verändert haben. Juni, sowie überhaupt die Sommer- und frühen Herbstmonate zeigen eine bemerkenswerte Gleichmässigkeit und in vielen Fällen sogar ein Kälterwerden,* wenn man die letzten Jahrzehnte in Betracht nimmt. Es kann jedoch festgestellt werden, dass die Durchschnittstemperatur jedes einzelnen Monats während der letzten Fünfjahrperiode merkbar über dem Mittel der ganzen Zeit gestanden hat. Den geringsten Wechsel zeigt September, wo der Unterschied der maximalen und minimalen Fünfjahrserien 1.7° beträgt (im Juni 2.1°), den bedeutendsten Januar, wo der entsprechende Unterschied 6.3° ausmacht. Diagramm 3. bringt den Temperaturwechsel der verschiedenen (in der obengenannten Weise begrenzten) Jahreszeiten. Die *Frühjahrskurve ist vom Gesichtspunkte unserer Untersuchung aus äusserst bemerkenswert. Denn sie zeigt den in den achtzi-*

ger Jahren eingetretenen sehr deutlichen Umschwung in der Frühjahrstemperatur. Vor 1880 hat sich die Frühjahrstemperatur ziemlich gleichmässig bedeutend unter der Durchschnittstemperatur gehalten und nach dem Jarhzehnt 1880—1890 ebenfalls ziemlich gleichmässig bedeutend über der Durchschnittstemperatur (wenn man eine ganz am Beginn des 20. Jahrhunderts einfallende Periode ausser acht lässt, die jedoch auch nicht unter die Durchschnittstemperatur gesunken ist). Die Sommertemperatur zeigt eine kleine Steigerung erst während der letzten Zehnjahrperiode. Die Temperaturschwankungen des Frühherbstes sind von ziemlich kurzer Dauer gewesen; während der letzten Fünfjahrperiode kann man eine Erhöhung beobachten. *Die Spätherbst- und Wintertemperaturen zeigen wieder eine deutliche Steigerung seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts. Besonders die Spätherbsttemperatur ist während der letzten Zehnjahrperiode sehr viel höher als die Durchschnittstemperatur gewesen* (der Unterschied zwischen den maximalen und minimalen Fünfjahrperioden beträgt 4.2°, der entsprechende Unterschied im Frühjahr 2.3°).

TABELLE 1. Maximale und minimale Monatsmittel in der Zeitperiode 1828—1935.

Monat	Minimum		Maximum		Differenz	Mittelwert
	Jahr	°C	Jahr	°C	°C	°C
I ...	1861	—15.4	1930	+ 1.5	16.9	— 6.0
II ...	1871	—18.3	1925	+ 0.1	18.4	— 6.6
III ...	1888	— 9.9	1920/21	+ 0.9	10.8	— 4.0
IV ...	1847/52	— 2.5	1921	+ 6.6	9.1	+ 1.6
V ...	1867	+ 1.4	1897	+12,7	11.3	+ 7.6
VI ...	1923	+ 9.7	1936	+18.7	9.0	+13.3
VII ...	1862	+12.9	1927	+21.3	8.4	+16.4
VIII ...	1856	+12.0	1846	+20.5	8.5	+15.2
IX ...	1877	+ 7.6	1934	+14.8	7.2	+10.7
X ...	1880	— 0.4	1909	+10.0	10.4	+ 5.4
XI ...	1856	— 6.4	1877	+ 5.1	11.5	+ 0.3
XII ...	1872	—13.3	1929	+ 2.9	16.2	— 3.7
Das ganze Jahr.....	1867	+ 1.6	1934	+ 7.2	5.6	+ 4.2

In Tabelle 1. haben wir, mit Berücksichtigung der einzelnen Jahre, die Durchschnittstemperaturen der ganzen Jahre und der verschiedenen Monate, die Minima und Maxima sowie deren Unterschiede zusammengestellt. Wenn wir zuerst die Veränderungen der Durchschnittstemperatur des ganzen Jahres betrachten, können wir äusserst jähe Temperaturverschiebungen feststellen. In dem Minimijahr, dem bekannten Notjahr in Finnland, 1867, war die Durchschnittstemperatur des Jahres in Helsinki + 1.6°, wogegen sie in dem Maximijahr 1934 7.2° betrug, d. h. jeder Tag des Jahres 1867 war durchschnittlich 5.6° kälter als 1934. Überhaupt können wir feststellen, dass die Veränderung in den späten Herbstmonaten sowie in den Winter- und Frühjahrsmonaten am auffallendsten gewesen ist. Die Minima findet man, mit einer Ausnahme, in der Zeit 1850—80, die Maxima nach 1890.

Eine Folge des obenerwähnten Wärmerwerdens des Frühjahrs und des Spätherbstes, ist natürlich, dass *das Sommerhalbjahr gewissermassen länger geworden ist und der Winter entsprechend kürzer.* Daraus, dass der Winter merkbar wärmer geworden, während die Sommertemperatur verhältnismässig unverändert geblieben ist, folgt wieder, dass *der Unterschied zwischen den Temperaturen der Winter- und Sommermonate kleiner geworden ist d. h. das Klima ist in der hier diskutierten Zeit maritimer geworden.* Zur Beleuchtung dieser Tatsachen mag noch Folgendes angeführt werden: 1831—1900 betrug die Durchschnittstemperatur der Sommermonate + 14.9° C, 1901—1935 + 15.1° und die Temperaturerhöhung also nur 0.2°. Die entsprechenden Werte der Wintermonate sind — 6.0° und — 4.5°; der Unterschied also 1.5°. Der Temperaturunterschied der Winter- und Sommermonate war 1831—1900 20.9°, 1901 —1935 19.6°, in dem letzteren Zeitraum also 1.3° kleiner als in dem ersteren. Der kleinste Unterschied der Mitteltemperaturen zwischen Winter und Sommer fiel in die Fünfjahrperiode 1905—10, in der er 18.2°, betrug, der grösste in die Fünfjahrperiode 1851—55 in der er 22.6° ausmachte.

Verschiebungen in dem Eintritt des Frühjahrs in Südwestfinnland auf Grund von pflanzenphänologischen Untersuchungen. Die Fluktuationen in dem Eintritt des

Frühlings und des Sommers, die man schon a p r i o r i vom ornithologischen Standpunkt aus als bedeutungsvoll betrachten muss, können auch durch pflanzenphänologische Daten (durch längere Zeiträume hindurch ausgeführte Observationen über die Entfaltung des Laubes, über den Beginn der Blütezeit u. a.) beleuchtet werden. Derartige Beobachtungen sind in Finnland seit der Zeit um 1750 gemacht worden, aber die Angaben, besonders die aus den ältesten Zeitabschnitten stammenden, sind zum Teil ziemlich fragmentarisch. Die längsten und vollständigsten Serien beziehen sich auf Südwestfinnland. LINKOLA hat in seiner Untersuchung vom Jahre 1924 in der er, auf Grund pflanzenphänologischer Wahrnehmungen, die Zeit des Eintritts des *Sommers*, besonders des Früh- und Hochsommers, erörtert, u. a. gezeigt, dass in den Zeitabschnitt 1800—1880 verhältnismässig viele späte Jahre fielen, während es umgekehrt vom Beginn der achtziger Jahre an bis 1923 ziemlich viele frühe Sommer gab. Er lässt jedoch die Frage unentschieden, ob dieses bedeuten soll, dass sich das Klima in Bezug auf die Eintrittzeit des Sommers in der letztgenannten Zeit nach einer vorteilhaften Richtung hin verändert habe, und nach dem zu beurteilen was früher z. B. über den Wechsel der Durchschnittstemperatur im Juni gesagt wurde, dürfte die Sache noch eine weitere Untersuchung erfordern. Die Verfrühung des *Frühjahrs* scheint jedoch offenbar zu sein, besonders wenn man auch das nach 1923 hinzugekommene Material in Betracht zieht. Wegen der grossen vogelfaunistischen Bedeutung dieser Erscheinung möge hier ein Diagramm (4) beigefügt werden, das den Beginn des Blühens bei dem Windröschen (*Anemone nemorosa*), einem der am frühsten (durchschnittlich ganz Anfang Mai), aufblühenden Kräuter Finnlands in der Zeit 1846—1935 veranschaulicht[1]). Die Beobachtungen beziehen sich auf die Gegend von T u r k u (60° 25' N, 22° 20' O) (Beobachtungsorte, wie bei LINKOLA, T u r k u,

[1]) Ein Verzeichnis der phänologischen Literatur Finnlands findet sich bei LINKOLA (1924). Durch die freundliche Vermittlung von Herrn Prof. K. M. LEVANDER und Frau Magister MÄRTA REUTER haben wir über die, Societas Scientiarum Fennica angehörigen Originalaufzeichnungen verfügen können, die sich auf solche Jahre beziehen, über welche keine Beobachtungen veröffentlicht worden sind.

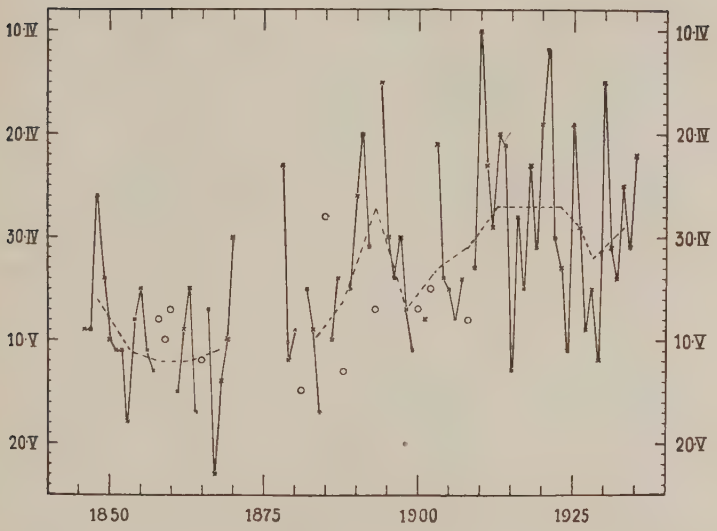


Diagramm 4. Beginn des Blühens beim Windröschen (*Anemone nemorosa*) in Südwestfinnland 1846—1935. — Die voll ausgezogene Linie gilt für sämtliche Jahre einzeln, die gestrichelte Linie stellt die auf Fünfjahrperioden ausgeglichene Kurve dar. (Nähere Erklärung im Text.)

Naantali und Lieto und falls keine Mitteilungen von diesen Orten vorhanden, sind, Piikkiö, Paimio und Sauvo). Die Beobachtungsergebnisse sind in der Weise in das Diagramm eingezeichnet, dass der Vergleich mit den Temperaturdiagrammen erleichtert wird.

Der Anfang des Aufblühens des Windröschens zeigt, ungeachtet des teilweise fragmentarischen Materials und der grossen Verschiedenheiten sogar aufeinanderfolgender Jahre, deutlich eine Tendenz zur Verschiebung im Laufe der Zeit. Um eine grössere Übersichtlichkeit zu erzielen, haben wir, den vorher gegebenen Temperaturdiagrammen entsprechend, die Kurve auch auf Fünfjahrperioden ausgeglichen bringen wollen.

Ausser einer bedauerlichen Lücke während des wichtigen Zeitabschnittes 1871–77, wodurch zwei Fünfjahrperioden ganz wegfallen, gibt es, in dem 90 Jahre umfassenden Material, 11 Lücken welche einzelne Jahre betreffen. Bei dem Berechnen der ausgeglichenen Kurve sind für diese Jahre die von der Gegend um Salo (60° 20' N, 23° 10' O) (aus Salo und Kisko, einmal aus Perniö und einmal aus Kemiö) erhaltenen Werte verwendet worden. Wie LINKOLA (o. c.) betont hat, ist die Gegend um Salo in Bezug auf die Entwicklung des Sommers entschieden früher als die Umgegend von Turku. Dasselbe stimmt auch bezüglich des Aufblühens beim Windröschen; nach 26 Vergleichsjahren zu urteilen, beträgt der Unterschied ung. 4 Tage. Die aus der Gegend von Salo erhaltenen Werte, die unverändert in dem Diagramm enthalten sind (die freistehenden Kreise) sind also beim Berechnen um 4 Tage korrigiert worden.

Der Beginn des Aufblühens des Windröschens zeigt Verschiebungen nach der folgenden Richtung hin. Eine besonders späte Zeit vertritt die Periode 1851—70 (durchschnittliche Anfangszeit des Aufblühens 11.—12. V), der eine etwas frühere Periode vorangegangen zu sein scheint. Zwischen 1871—80 besteht eine Lücke in der Kurve, aber die Zeit 1881—85 ist jedenfalls noch sehr spät (10. V). Um diese Zeit beginnt eine schnelle Verfrühung die ihren Höhepunkt 1891—95 erreicht (27. IV). Dann folgt eine kurze Periode späteren Aufblühens um die Jahrhundertwende (1896—1900: 7. V), und darauf ein bis in die Gegenwart reichender Zeitabschnitt mit früherem Aufblühen (durchschnittliche Anfangszeit des Aufblühens in der frühesten Periode 1911—1925 27. IV). Wenn wir noch die letzte Zwanzigjahrperiode 1916—35 mit dem späten, und für unsere Untersuchung wichtigen Zeitraum 1851—70 vergleichen, beträgt die durchschnittliche Frühverschiebung im Aufblühen des Windröschens ung. 2 Wochen. Der allgemeine Lauf der Kurve zeigt auffallende Ähnlichkeit mit dem Wechsel des Temperaturmittels der Frühjahre während der entsprechenden Zeit (Diagramm 3).

Zu ähnlichen Resultaten kommt man auch durch das Untersuchen anderer Frühjahrserscheinungen aus dem Pflanzenreich, so dass man auch auf diese Gründe dürfte behaupten können, dass *das Frühjahr in Südwestfinnland, vom letzten Teil des vergangenen Jahrhunderts ausgehend, merkbar früher geworden ist.* So zeigt z. B.

die Laubentfaltung bei der Birke, die durchschnittlich ung. 10 Tage später eintrifft als das Aufblühen des Windröschens, einen ziemlich parallelen Wechsel. In dem allgemeinen Verlauf kann man auch bei der Birke entsprechende Hebungen und Senkungen wahrnehmen, aber die Gegensätze sind weniger schroff als beim Windröschen. Im allgemeinen scheinen sich die Fluktuationen auszugleichen, wenn man von den Frühjahrserscheinungen zu den Erscheinungen des Frühsommers übergeht, was mit den obengemachten Wahrnehmungen in Bezug auf die Temperatur übereinstimmt.

Hinweise auf periodische Verschiebungen des Klimas in den letzten Jahrhunderten. Als Hintergrund für die, im Vorhergehenden dargestellten, Temperaturveränderungen während dem Jahrhundert, das mit Hilfe der Temperaturbeobachtungen und der zusammenhängenden phänologischen Beobachtungen charakterisiert werden kann, wäre es interessant entsprechende Fluktuationen in früheren Zeiten analysieren zu können. Im Diagramm 5. wird, nach den Messungen Bomans (1917), der Wechsel in dem Dickenwachstum zweier Kiefern dargestellt, und ausserdem, um auch das Wachstum der allerletzten Jahre zu beleuchten, die entsprechenden Werte zweier für diesen Zweck gemessenen Kiefern.

Die Kiefern Nr. 1 und 2, aus Suojärvi (62° 15' N, 32° 30' O), sind auf Heiden von *Vaccinium*- resp. *Calluna*-Typus gewachsen; Alter ca 280 resp. ca 230 Jahre (Boman 1927 S. 29–30 und Tafel XV). Die Kiefer Nr. 3, aus Pieksämäki, war eine ung. 400 Jahre alte Felsenkiefer. Die Kiefer Nr. 4, ist ebenfalls aus Pieksämäki, von einer Heide von *Calluna*-Typus; Alter ca 150 Jahre. Die Werte des Zuwachses der letzteren sind auf Grund von Bohrungen für Fünfjahrperioden berechnet. Die Bohrungen sind in der Richtung N—S gemacht worden. Das Dickenwachstum ist als radialer Zuwachs des Stammes für Fünfjahrperioden (in mm.) angegeben worden.

Auf das Dickenwachstum der Kiefer wirken u. a. die Wärmeverhältnisse der Zuwachsperiode sowie ihre Länge wesentlich ein.[1])

[1]) So hebt z. B. Laitakari (1920) die Bedeutung der Temperatur des Frühjahrs (vor allem von April), Romell (1926) diejenige der Sommertemperatur hervor.

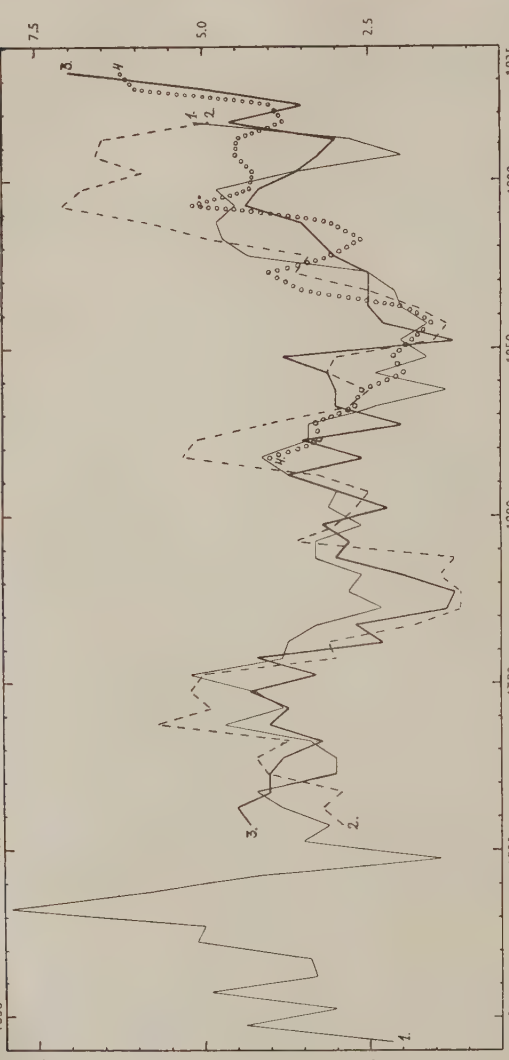


Diagramm 5. Dickenzuwachskurven (radialer Zuwachs für je 5 Jahresringe, in mm) für vier süd- und mittelfinnische Heide- und Felsenkiefern.

Wir haben eben festgestellt, dass wenigstens in letzterer Beziehung eine Veränderung in günstiger Richtung in den letzten Jahrzehnten eingetreten ist, und zwar in Form einer Steigerung der Frühjahrstemperatur. Wenn man den periodischen Wechsel des Dickenwachstums der Bäume als Indikator für Klimaveränderungen verwenden will, ist bekanntlich ein ziemlich grosses und einigermassen gleichaltes Material vonnöten, und ausserdem hat man Korrektionsverfahren ausgebildet um die durch das Alter des Baumes hervorgerufenen Veränderungen der Zuwachsgeschwindigkeit zu eliminieren (s. z. B. Antevs 1928). Die hier dargestellten Messungen sind also mehr als vereinzelte Beispiele zu betrachten. (Das uns zur Verfügung stehende Material umfasst allerdings Messungen von fünf weiteren auf Heideboden oder auf Felsen gewachsenen Kiefern, die einen im grossen und ganzen ähnlichen Wechsel des Dickenwachstums zeigen wie die obengenannten.) Auf jeden Fall nähert sich der allgemeine Verlauf der Kurven bezüglich des Teils, wo ein Vergleich möglich ist, deutlich den oben mitgeteilten Diagrammen über die Temperaturschwankungen; man beachte das deutliche Ansteigen der Kurven seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts. Dies berechtigt uns vielleicht vorsichtige Schlussfolgerungen über die Klimaschwankungen auch in den vorhergehenden Zeitperioden zu ziehen.

Wenn man von dem angeführten Minimum rückwärts geht, steigen die Kurven bis um 1820, um in der Zeit um 1770 wieder zu sinken. Diesem Sinken geht ein deutlicher Anstieg voran, der seinen Gipfel um 1740—50 (»Linnés Wärmeperiode») erreicht zu haben scheint. Dem durch Kurve 1. repräsentierten Sinken um 1700 und dem vorangehenden schroffen Anstieg entsprechen die aus der Geschichte bekannten Notjahre um 1690—1700 und die ihnen vorangehenden »Getreidejahre».

Der Gesamtverlauf der Kurven zeigt also ziemlich deutlich drei (Kurve 1. vier) *Wellenkämme mit dazwischenliegenden Tälern* (70-jährige Sonnenfleckenperioden?). Von den Wellenkämmen scheint wenigstens der um 1820 eingetroffene deutlich niedriger zu sein als der unserer Zeit.

4. DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Die Veränderungen der Vogelfauna und der periodische Temperaturwechsel. Wenn man die oben dargestellten Veränderungen der Vogelfauna mit dem ebenbeschriebenen Wechsel des Klimas vergleicht, findet man eine auffallende Parallelität.

Dem allgemeinen Anstieg der Temperatur seit dem am Ende des vorigen Jahrhunderts eingetroffenen Minimum, dessen tiefsten Punkt das bekannte Notjahr 1867 repräsentiert, entspricht die Verschiebung der nördlichen Grenze der Brut- und Überwinterungsgebiete südlicher Vogelarten nach Norden, sowie die gleichartige Verschiebung der entsprechenden Südgrenzen der nördlichen Arten in derselben Zeit. In bezug auf die Ausbreitung des südlichen Brutvogelelementes schliesst sich dieses an die vorhergenannte Auffassung Jägerskiölds an.

Die Parallelität kann auf die Temperaturveränderungen der verschiedenen Jahreszeiten (s. Diagramm 3) und die Bewegungen der verschiedenen Vogelgruppen ausgedehnt werden.

Die Invasion der südlichen Einwanderer fällt mit dem schroffen Anstieg der Frühjahrstemperatur seit 1870—1880 zusammen. Eine vorübergehende Stagnation scheint in den ersten Jahren des 20. Jahrhunderts eingetreten zu sein (deutliche Verspätung des Frühjahrs!), aber danach, und *besonders deutlich in den letzten Jahrzehnten, wo die Temperatur der Frühjahrsmonate wieder hoch geworden und sogar weiter gestiegen ist, ist die Invasion sehr auffallend.* Es verdient aufs neue hervorgehoben zu werden, dass anscheinend keine nennenswerten Veränderungen in der Temperatur der Sommermonate (von denen besonders der Juni vom brutbiologischen Standpunkt als wichtig anzusehen sein dürfte), in der in Rede stehenden Zeit vorgekommen sind.

Das Zurückweichen der nördlichen Brutvögel scheint eine ganz entsprechende Parallelität zur Temperaturentwicklung der Frühjahrsmonate zu zeigen, wenn auch, wie schon hervorgehoben worden ist, der Zurückgang nicht gleich deutlich zu verfolgen ist wie die Ausbreitung des südlichen Faunaelementes.

Der zunehmenden Überwinterung der Zugvögel, welche gerade in der letzten Zehnjahrperiode als besonders augenfällig hervorgehoben wurde,

entspricht eine sehr auffallende Milderung des Spätherbstes sowie des Winters.[1])

Wie vorher gesagt wurde, ist wegen der kurzen Zeitspanne der faunistischen Forschung schwer zu entscheiden, inwiefern entsprechende Fluktuationen der Vogelfauna im Zusammenhang mit früheren Temperaturoszillationen aufgetreten sind. Wenn Schlussfolgerungen auf Grund der obenerwähnten mangelhaften, den Temperaturwechsel früherer Perioden beleuchtenden Mitteilungen gezogen werden können, traf die nächst vorhergehende bedeutende Wärmeperiode vor so langer Zeit ein, um die Mitte des 18. Jahrhunderts, dass die faunistische Forschung damals noch in ihren Anfängen stand. Eine fortgesetzte Untersuchung alter Quellen wird vielleicht doch noch Licht über diese Umstände werfen können. Die Verschiebungen der Nordgrenze des Sprossers in Schweden, worauf JÄGERSKIÖLD hingewiesen hat (s. S. 609), scheinen mit entsprechenden Temperaturschwankungen zusammenzufallen und stützen somit möglicherweise direkt die erwähnte Vermutung. Falls eine neue Kälteperiode in der nächsten Zukunft zu erwarten wäre, würden die zu dieser Zeit auszuführenden Forschungen entscheidendes Licht auf die hier behandelten Erscheinungen werfen. Zukünftiger Forschung überlassen bleibt auch die Klarlegung der Tendenz in der Entwicklung der Vogelfauna, also z. B. die Frage, ob unsere Vogelfauna eine »nördlichere» oder »südlichere» werden wird.

In welcher Weise hat der Temperaturwechsel Veränderungen in der Vogelfauna hervorgerufen? Diesbezüglich mögen nur einige allgemeine Gesichtspunkte angeführt werden; die nähere Darstellung der Sache erfordert detaillierte (zum Teil experimentelle) Untersuchungen über die Abhängigkeit der verschiedenen Vogelarten in ihren verschiedenen Altersstufen, der Grösse der Bruten u. s. w. von der Temperatur, sowie Untersuchungen über die

[1]) In diesem Zusammenhang mag noch nebenbei darauf hingewiesen werden, dass die bedeutendsten in Finnland bekannten winterlichen Masseninvasionen von *Nucifraga caryocatactes macrorhynchus* Brehm in Zeitabschnitte mit kalten Wintern gefallen sind.

Wege des Vordringens resp. Zurückweichens der Arten, ihre Ernährungsverhältnisse u. s. w.

Die während der letzten Jahre gemachten zahlreichen Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur und meteorologischer Faktoren überhaupt auf die Lebensfunktionen der Vögel (Zug, Gesang u. s. w.), haben gezeigt, dass viele Vögel sehr stark auf verschiedenartige Veränderungen der Witterung reagieren. Auf Grund langjähriger Erfahrungen setzt man schon allgemein besonders die Überwinterung der Vögel in Zusammenhang mit meteorologischen Faktoren. Eine nähere Erklärung dieser Erscheinung dürften z. B. die Untersuchungen P. Palmgrens (1936) über die Überwinterung von *Regulus r. regulus* (L.) geben. Wenn während der Zeit der Zugdisposition des Vogels im Herbst bedeutende Temperatursenkungen eintreten, veranlassen sie die Auslösung des Zugtriebes (bei dieser Art jedoch nur in einem Teil der Population). Aber falls keine genügend stimulierende Temperatursenkungen während der Zugdispositionsperiode eintreten, haben spätere Kälteperioden nicht mehr die entsprechende Wirkung, d. h. der Vogel bleibt über den Winter. Es liegt auf der Hand, dass das obenerwähnte Wärmerwerden des Spätherbstes gerade in dieser Weise späte Zugvögel zum Überwintern bringen kann. Auf die typischen »Winterflüchter» wirkt das Klima auch mittelbar; die dieser Gruppe angehörigen Wasservögel z. B. ziehen erst dann weiter südwärts, wenn die Gewässer zufrieren.

Die Sache wird natürlich komplizierter, wenn man den Einfluss des Temperaturwechsels auf die Brutvogelfauna untersucht. Auch hierbei kann es sich um eine unmittelbare Reaktion der Vögel auf meteorologische Faktoren handeln, die natürlich in bezug auf »Grenztemperaturen» am empfindlichsten ist. Hinsichtlich der Singdrossel z. B. ist gezeigt worden (Siivonen 1936 b), dass ihr Frühjahrszug, also die jährliche Wanderung nach ihren Nistplätzen, ziemlich konstant von günstigen Temperaturen abhängig ist, d. h. gewissermassen der Verschiebung der Isothermen folgt. Wenn nun die Temperatur während des Frühjahrszuges einer südlichen Art an den Grenzen ihres Verbreitungsgebietes günstiger wird, kann dieses höchstwahrscheinlich ummittelbar (oder auch mittelbar z. B. durch früheres Ver-

schwinden der Eis- und Schneedecke, beschleunigte Entfaltung des Laubes u. s. w.) zur Ausdehnung des Zuges über die Grenzen des früheren Wohngebietes hinaus führen, d. h. zur Prolongation. Vielleicht haben wir es gerade hier mit dem wichtigsten Faktor zu tun, welcher die Verschiebungen der Verbreitungsgrenzen der in Frage stehenden Arten, soweit sie Zugvögel sind, bedingt. Die Ursache der Erweiterung des Brutgebietes südlicher Arten, oder wenigstens eine Voraussetzung dafür, kann auch eine ganz andere sein, und zwar die Verbesserung der brutbiologischen Verhältnisse infolge der günstigeren Wetterlage und die Vermehrung der Population in dem früheren Brutgebiete. Es ist leicht mathematisch zu zeigen (vgl. z. B. Zwölfer 1930), zu welcher Vermehrung sogar eine geringe Steigerung des Vermehrungsquotienten in kurzer Zeit führen kann, und andererseits hält man bekanntlich die Übervölkerung früherer Wohnplätze für einen allgemeinen Grund der Ausbreitung der Tierarten. Man hat auch Übervölkerung der früheren Wohnplätze z. B. der kürzlich nach Finnland eingewanderten Art *Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.) feststellen können (vgl. P. Palmgren 1934).

Das obengesagte betrifft die Ursache der Ausbreitungsbewegung, sozusagen des »Einwanderungsversuches». Es ist aber von verschiedenen (u. a. auch meteorologischen) Umständen abhängig, ob es einer Art glückt, in dem neuen Gebiet dauernd Fuss zu fassen und sich dort zu vermehren. Bekanntlich sind die Eier und Jungen besonders empfindlich für Temperaturminima und -maxima. Hier sei jedoch darauf hingewiesen, dass die Steigerung der Durchschnittstemperatur der letzten Jahrzehnte, wie schon erwähnt wurde, nicht den Juni betrifft (mit Ausschluss der allerletzten Jahre ist ja sogar eine Verschlechterung im Vergleich mit den Verhältnissen um die Jahrhundertwende festzustellen.), zu welcher Zeit die meisten südlichen Arten in Süd- und Mittelfinnland Junge, zum Teil noch sogar Eier haben. Die erhöhte Frühjahrstemperatur mag vielleicht als brutbiologischer Faktor den Rückgang einer solchen, im Vorfrühling nistenden nördlichen Art wie der Unglückshäher beeinflusst haben. Die experimentellen Untersuchungen von Baldwin und Kendreich (1932) an mehreren nordamerikanischen Vogelarten haben ja gezeigt, dass gerade hohe Temperaturen für den Vogel kritisch wer-

den (was besonders die Jungen, die nicht imstande sind, den ungünstigen Verhältnissen zu entfliehen, betreffen dürfte). Wir verweisen auch auf die Erfahrung der Vogelzüchter, dass nördliche Arten, wie *Pinicola enucleator* in der gewöhnlichen Zimmertemperatur nicht lange gedeihen (vgl. z. B. Aimala 1920). Es sei noch hinzugefügt, dass starke Kälte leicht kritisch für die Standvögel unter den südlichen Einwanderern wird (solche sind unter den Obengenannten z. B. die Blaumeise und der Waldkauz), so dass also das festgestellte Steigen der Wintertemperatur auch zur Erweiterung ihrer ständigen Wohngebiete führen kann.

Im Vorhergehenden sind die Arealverschiebungen der typischen östlichen-südöstlichen Einwanderer nicht beachtet worden. Von diesen Arten haben z. B. *Phylloscopus nitidus viridanus* (Blyth) (s. H. Suomalainen 1936) und *Podiceps n. nigricollis* Brehm (s. Frieling 1933) während ihrer Ausbreitung nach Nordwesten auch Fennoskandien erreicht, und ihre Ausbreitung stimmt offenbar mit der Erweiterung des Verbreitungsgebietes der eigentlichen südlichen Einwanderer chronologisch überein. Anscheinend darf man die obenbehandelten Temperaturveränderungen (besonders die des Frühjahrs) auch nicht bezüglich der südöstlichen Arten übersehen. Die Richtung der Mai-(und Juni-) Isothermen in Europa ist nach Alt (1932) und Rubinstein (1932) in grossen Zügen WSW—ONO, was eine solche Erklärung nicht unmöglich macht, wie paradox es auch auf den ersten Blick erscheinen mag, dass eine Ausbreitung von »kontinentalen» Arten mit dem Maritimerwerden des Klimas im Zusammenhang stehen könnte. Eine Voraussetzung dieser Erklärung ist jedoch natürlich, dass die Milderung des Frühjahrs grössere Gebiete berührt. (Der Verlauf der April-Isotherme bietet dagegen keinen Grund für diese Erklärung, die also nur auf Arten, die spät ziehen, bezogen werden kann.) Es müssen aber auch andere Umweltfaktoren beachtet werden, die vielleicht mit den Temperaturveränderungen im Zusammenhang stehen. Lönnberg (1924) hat bekanntlich die Ausbreitung besonders von *Nyroca ferina* nach Nordosten damit erklärt, dass die Seen in Zentral-Asien infolge der Landhebung auszutrocknen begonnen haben, wodurch solche von seichten Seen abhängigen

Arten wie die Tafelente gezwungen worden seien neue Brutgebiete aufzusuchen. Man hat in der letzten Zeit allgemein einen säkularen Austrocknungsprozess im Inneren der Kontinente festgestellt (vgl. z. B. Auer 1935), den man allerdings nicht in Zusammenhang mit der Landhebung setzt. Da sich diese wichtige Erscheinung, die den Namen »Dämon der Wüste» trägt, nach den Forschungen von z. B. Printz (1921) auch in der letzten Zeit mit unverminderter Kraft weiter zu entwickeln scheint, ist man noch mehr als früher berechtigt auch mit ihr als tiergeographischem Faktor zu rechnen. Es sei nebenbei darauf hingewiesen, dass Huntington und Cushing (1934) die grossen Völkerwanderungen mit dem säkularen Austrocknungsprozess in Zentral-Asien in Zusammenhang gebracht haben (vgl. auch Auer 1935).

Eine allgemeine Voraussetzung dafür, dass sich die im Vorigen angeführten raschen Veränderungen gerade in der Vogelfauna bemerkbar gemacht haben, ist natürlich die grosse Beweglichkeit der Vögel, die es ihnen ermöglicht, auch auf regional weitumfassende Veränderungen in der Umwelt schnell zu reagieren, sei es dass diese von Klimaschwankungen oder anderen Ursachen abhängig sind. Als ein einigermassen verzögernder Faktor wirkt dabei jedoch die Ortstreue der Vögel.

ZITIERTE LITERATUR.

Abkürzungen:

A. F. F. = Acta Forestalia Fennica.
A. S. F. F. F. = Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica.
L. Y. = Luonnon Ystävä.
O. F. = Ornis Fennica.

Aario, L., 1932, Pflanzengeographische und paläogeographische Mooruntersuchungen in N-Satakunta. — Fennia **55** und Comm. Instituti Forestalis Fenniae **17**

Aimala, V., 1920, Tavallisimmat häkkilintumme. — Helsinki.

Alt, E., 1932, Klimakunde von Mittel- und Südeuropa. — Berlin.

Antevs, E., 1928, Trädtillväxt och klimat under historisk tid. Ymer **47**: 321—336.

Auer, V., 1935, Aavikkopaholainen. (Ref.: Der Dämon der Wüste.) — Terra **47**: 8—21.

Baldwin, S. P. and Kendreich, S. Ch., 1932, Physiology of the Temperature of Birds. — Scientic Publications of the Cleveland Museum of Natural History. Vol. III.

Boman, A., 1927, Tutkimuksia männyn paksuuskasvun monivuotisista vaihteluista. [Ref.: Über vieljährige Schwankungen im Dickenwachstum der Kiefer (*Pinus silvestris*).] — A. F. F. **32**.

Cajander, O., 1934, Einige Hauptzüge der regionalen Verteilung der Brutvogelfauna in dem Seengebiet von Kokemäenjoki. — O. F. **11**: 34—56.

Ekman, G., 1922, Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön. — Stockholm.

Frieling, H., 1933, Die Ausbreitung des Schwarzhalstauchers, *Podiceps nigricollis nigricollis* Brehm. — Zoogeographica **1**: 485—550.

Hesselberg, Th., 1936, Klimavariasjoner i Norge i vår tid. — Nordiska (19. Skandinaviska) Naturforskarmötet i Helsingfors den 11—15 augusti 1936 : 300—303.

Huntington, E. and Cushing, S. W., 1934, Principles of Human Geography. — New York.

Hyyppä, E., 1933, Das Klima und die Wälder der spätglazialen Zeit im Bereich der Karelischen Landenge. — A. F. F. **39**.

Keränen, J., 1928, Über die Eigenschaften der Lufttemperatur in Helsinki. — Mitteilungen der Meteorolog. Zentralanstalt des Finnischen Staates **19**.

Kivirikko, K. E., 1925, Muutoksia maamme lintumaailmassa viimeisten vuosikymmenien kuluessa. — L. Y. **25**: 25—34.

Köppen, W. und Wegener, A., 1924, Die Klimate der geologischen Vorzeit. — Berlin.

Jägerskiöld, L. A., 1919, Om förändringar i Sveriges fågelvärld under de senaste 75 åren. — Sveriges Natur, **10**: 47—73.

Laitakari, E., 1920, Tutkimuksia sääsuhteiden vaikutuksesta männyn pituus- ja paksuuskasvuun. (Ref.: Untersuchungen über die Einwirkung der Witterungsverhältnisse auf das Längen- und Dickenwachstum der Kiefer). — A. F. F. **17**.

Linkola, K., 1924, Kesien aikaisuudesta Lounais-Suomessa vuosina 1750—1923. — Talonpoika I. Turku.

Lönnberg, E., 1924, Ett bidrag till den svenska faunans invandringshistoria. — Fauna och Flora **19**: 97—119.

Nyström, E. W. och Idman, G., 1930, Några blad ur sothönans, *Fulica atra* L., utbredningshistoria i Finland. — O. F. **7**: 101—107.

Palmgren, P., 1934, Die Einwanderung des Teichrohrsängers *Acrocephalus s. scirpaceus* (Herm.) in Finnland. — O. F. **11**: 77—84.

—»— 1935 Über die Vogelfauna des Kulturgeländes auf Åland. — O. F. **12**: 4—22.

—»— 1936 Über den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.). — O. F. **13**: 159—164.

Palmgren, R., 1913, Helsingforstraktens fågelfauna. — A. S. F. F. F. **38**. N:o 2.

Printz, H., 1921, The Vegetation of the Siberian-Mongolian Frontiers (The Sayansk region). — Trondhjem.

Reinikainen, A., 1935 a, Neue Mitteilungen über die Zwergmöve, *Larus minutus* (Pall.), in Nord-Savo (Sb). — Annales Zool. Soc. Vanamo. Tom. 1. Nr 5: 8—12.

—»— 1935 b, Lintuhavaintoja Pohjois-Savosta (Sb). — O. F. **12**: 81—83.

Romell, L. G., 1925, Växttidsundersökningar å tall och gran. (Resumé: Recherches sur la marche de l'accroisement chez le pin et l'épicéd durant de la période végétation.) — Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt **22**: 45—124.

Rubinstein, E., 1932, Klima der Union der Sozialistischen Sowjet-Republiken. Teil 1. Die Lufttemperatur. — Leningrad 1932.

Sauramo, M., 1934, Zur spätquartären Geschichte der Ostsee. — Extrait des Comptes rendus de la Société géologigue de Finlande **8**.

Schnurre, O., 1921, Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft. — Stuttgart.

Siivonen, L., 1936 a, Havaintoja Pieksämäen linnustosta. (Ref.: Beobachtungen über die Vogelfauna in Pieksämäki.) — Kuopion Luonn. Yst. Yhd. Julkaisuja. Sarja B, 1. N:o 9.

—»— 1936 b, Laulurastaan (*Turdus ph. philomelos* Brehm) kevätmuutosta. (Ref.: Über den Frühlingszug von *Turdus ph. philomelos* Brehm in Finnland 1935.) — O. F. **13**: 37—40.

Suomalainen, H., 1936, Der grüne Laubsänger, *Phylloscopus nitidus viridanus* Blyth., in Finnland, nebst einigen Hauptzügen seiner Ausbreitungsgeschichte. — O. F. **13**: 89—124.

Suomalainen, E. W., 1908, Kallaveden seudun linnusto. (Ref.: Über die Vogelfauna der Umgebungen des Kallavesi-Sees im Nördlichen Savo (Savolaks), Finnland.) — A. S. F. F. **31**.

Waaramäki, T., 1937, Lintutietoja Kuusamosta. — L. Y. **31**: 27.

Wallén, A., 1913, Fleråriga variationer hos vattenståndet i Mälaren, nederbörden i Uppsala och lufttemperaturen i Stockholm. — Meddelanden från Hydrografiska byrån **4**.

v. Wright, J., 1857, Kuopiotraktens fågelfauna. — Bidrag till Finlands naturkännedom II: 1—52.

Zwölfer, W., 1930, Zur Theorie der Insektenepidemien (Versuch einer mathematischen Behandlung epidemiologischer Probleme). — Biol. Zentralblatt **50**: 724—758.

Einige Bemerkungen über larvale, pupale und imaginale Merkmale der Schmetterlingspuppen.

Von

Adolf Fr. Nordman.

Unter den Insekten mit vollkommener Verwandlung, Holometabola, repräsentiert die Gruppe *Lepidoptera* (sowie *Diptera*) den vielleicht am weitesten vorgeschrittenen Typus, wenn man die Ausbildung der Puppe, das spezifische Charakteristikum der Holometabolie, vor Augen hat, das Ruhestadium, das zwischen die in ihren verschiedenen Altersstufen im wesentlichen übereinstimmende Raupe und die wesentlich verschieden organisierte Imago eingeschoben ist.

Betreffs der Entstehung der Puppe der Holometabolen herrschen verschiedenartige Theorien. So wird die Puppe von Poulton (1889, 1890) als ein unbeweglich gewordenes Subimaginalstadium aufgefasst. Heymons (1907) setzt voraus, dass sich die Ahnen der rezenten Insekten auch im Imagozustande häuten; bei den rezenten Holometabola und bei den Eintagsfliegen sollen sich von den betreffenden Stadien zwei erhalten haben: die Subimago und Imago bei den zuletzt erwähnten, die Puppe und Imago bei den Holometabola. Boas (1899) spricht sich für eine ähnliche Parallelisierung aus, und Poyarkoff (1914) ist der Ansicht, dass das einzige Imagostadium der Formen mit unvollkommener Verwandlung sich bei den Holometabolen in zwei, Puppe und Imago, aufgeteilt hat. Auf eine nähere Erörterung dieser theoretischen Betrachtungen müssen wir aber in diesem Zusammenhang verzichten. Es genügt festzustellen, dass die Puppe, und vor allem diejenige der Schmetterlinge, ganz besondere spezifisch pupale Merkmale aufweist, die als »coenogenetische Neuerwerbe» zu bezeichnen sind.

Im Laufe der Zeit wurden von verschiedenen Autoren solche pupalen Sondereigenschaften abgebildet und beschrieben. Sie fanden aber auch Merkmale, die sich nicht ohne weiteres als rein pupal bezeichnen liessen, und diese wurden wohl zuerst von POULTON in den 80-er Jahren einer eingehenderen Analyse unterworfen; seine diesbezüglichen Arbeiten aus den Jahren 1890 und 1891 enthalten sehr viele Tatsachen und Gesichtspunkte von besonderem Interesse. Ein zweiter Gelehrter, der den Puppen der Schmetterlinge sein Interesse gewidmet hat, ist VAN BEMMELEN, der Jahrzehnte hindurch — seine diesbezüglichen Publikationen stammen aus den Jahren 1889, 1913 und 1928 — ein reges Interesse für diese Fragen hegte; er war offenbar von seiner Lieblingsidee, der Einheitlichkeit und Konformität in der Metamorphose vollkommen beherrscht. SÜFFERTS Studie über »Die Ausbildung des imaginalen Flügelschnittes in der Schmetterlingspuppe» vom Jahre 1928 ist besonders interessant und baut teilweise auf den Untersuchungen POULTONS weiter. Aber auch mehrere andere Forscher haben grössere oder kleinere Beiträge in Form vereinzelter Beobachtungen über diese Gegenstände geliefert. Von ihnen will ich vor allem die Arbeiten J. W. TUTTS hervorheben, insbesondere das Sammelwerk »A natural History of the British Lepidoptera», das in jeder Hinsicht eine wirkliche Schatzkammer für den Entomologen ist, leider aber allzu wenig beachtet worden ist. Ausserdem müssen die zahlreichen Beiträge zur Kenntnis der äusseren Morphologie der Puppen und ihrer Struktur hervorgehoben werden, die von DAVID LJUNGDAHL (1914—1920, 1925, 1929) im Laufe der Jahre veröffentlicht worden sind — vorwiegend in schwedischer Sprache, aber mit künstlerisch sowie wissenschaftlich sehr guten Abbildungen versehen.

Auch müssen die zahlreichen wertvollen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Farben der Puppen von der Unterlage erwähnt werden. Auch hier war POULTON wohl der erste, der dieses Thema zum Gegenstand seiner Untersuchungen machte und in den Jahren 1887 und 1892 Arbeiten darüber veröffentlichte. Die Idee zu seinen Untersuchungen war augenscheinlich der Mimicry-Theorie entsprungen, und es war seine Absicht diese Fragen auf wissenschaftlichem Wege, rein experimentell, zu entscheiden. Nach ihm

haben sich mehrere Forscher mit der betreffenden Frage beschäftigt, so Brecher, Dürken, Przibram u. a. und neuerdings auch Wladimirsky,[1]) der 1935 seine Ergebnisse über diesbezügliche Versuche mit Puppen von *Plutella maculipennis* veröffentlichte und »eine sorgfältiger durchgeführte Wiederholung der Poultonschen Versuche (Bedeckung der Augen mit schwarzem Lack)» für sehr erwünscht hielt.[2]) Diese Fragen liegen ausserhalb des Themas meiner Studie, müssen aber, wenn auch nur ganz beiläufig, Erwähnung finden.

DIE WICHTIGSTEN PUPALEN SONDERMERKMALE DER PUPPE.

Wir können hier nur einige der am stärksten ausgeprägten pupalen Merkmale hervorheben. Bei zahlreichen Formen finden wir einen verschieden vollkommen und nach verschiedenen Prinzipien ausgebildeten sog. Kokonbohrer, so im Genus *Nonagria* (Fig. 2), *Tapinostola*, oder in den Familien *Sesiidae* (Fig. 3) und *Cossidae* (Fig. 4), die sämtlich im Innern von pflanzlichen Stämmen und Stengeln leben und sich verpuppen (vgl. auch die Hörner der *Orthotaelia*-Puppe, Fig. 1). Sehr schön ist dieser bei *Lithocolletis* und *Phyllocnistis* (Fig. 5) ausgebildet.

Als besondere pupale Merkmale sind die sog. Cremastergebilde anzusehen, die bei den verschiedenen Formen mehr oder weniger differenziert und zwar am öftesten artspezifisch ausgebildet sind; Fig. 6 gibt einige Beispiele hierfür.

Es gibt pupale Lokomotionsorgane, und zwar teils lange Borsten (*Phyllocnistis*, Fig. 5), teils charakteristisch in Reihen angeordnete dorsale Chitindornen der Abdominalringe, die z. B. bei den Mikro-

---

[1]) Literaturhinweise bei Wladimirsky 1935.

[2]) Auch gewisse Beobachtungen über die Einwirkung erhöhter Temperatur auf die Ausbildung von sog. »Spinosa-Formen» bei den Puppen von *Pieris brassicae* und *P. rapae* können in diesem Zusammenhang erwähnt werden; ich weise auf die diesbezüglichen Mitteilungen von F. A. T. Reuss hin (Intern. Entom. Ztschr. 1935 S. 331 sowie 1937 S. 439).

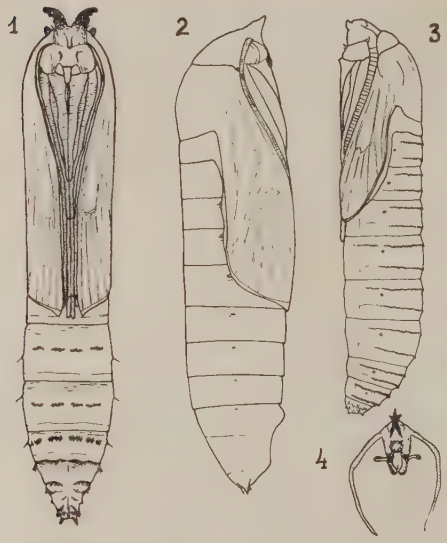


Fig. 1—4. Kokonbohrer u. dgl. Bildungen der Puppen von 1. Orthotaelia sparganiella, 2. Nonagria cannae, 3. Trochilium apiforme u. 4. Cossus terebra. Näheres im Texte S. .

lepidoterenformen sehr oft vorkommen (*Tortricidae*, *Psychidae*, *Sesiidae*, Fig. 3, u. s. w. vgl. auch Fig. 5 A u. B). Bei *Syllepta ruralis* finden wir am Rücken der Abdominalsegmente der Puppe sonderbare Doppelhaken, deren Funktion uns sehr problematisch erscheint, die aber wahrscheinlich zu den spezifisch pupalen Organen gehören; die Puppe ruht in einem sehr weiten Kokon und ragt beim Schlüpfen nicht hervor. Dasselbe gilt für die merkwürdigen nagelförmigen Gruben an der Dorsalseite der Abdominalsegmente 2—7 der Puppe von *Dianthoecia proxima* (Ljungdahl, 1914 S. 62, Fig. 2) oder für die ähnliche Grube an der Dorsalseite des 4. Segmentes der Puppe von *Panolis griseovariegata* (Ljungdahl, 1916 S. 84 u. S. 76 Fig. 9). Weder bei der Raupe noch beim Schmetterling der beiden genannten Arten kann man ähnliche chitinige Differenzierungen beobachten. An der Dorsalseite der Abdominalringe verschiedener Formen finden sich noch mehrere Gruben oder zapfenartige Gebilde (z. B. bei *Calophasia*, Fig. 13, sehr ausgeprägt), die als rein pupal aufzufassen sind; wie auch die ventralen der *Orthotaelia*-Puppe (Fig. 1).

Hierher können wohl auch besondere *Kopffortsätze* gerechnet werden, die als eine unpaarige, oft sehr lange Spitze, wie z. B. bei den Pieriiden (Fig. 7) oder als paarige Hörner, wie bei den Papilioniden (Fig. 31) und Nymphaliiden (Fig. 8, siehe auch *Orthotaelia*, Fig. 1)

auftreten; in den beiden letzteren Familien sind sie unzweideutig von den Palpenanlagen gebildet und können bisweilen, wie bei dem tropischen Nymphalidengenus *Euthalia*, eine beträchtliche Länge erreichen (Fig. 9). Hier können wir von einer *Hypertrophie der Palpenanlagen* sprechen.

Als besondere pupale Merkmale müssen wohl noch die *Wachsaussonderungen* mehrerer Formen (*Parnassius apollo*, *Drepana*, *Calymnia*, *Catocala*, *Euclidia* und einzelner Geometriden, so *Larentia siterata*) angesehen werden.

Die *Mikroskulpturen* der Chitinschale der Puppen, die u. a. von LJUNGDAHL (1917, S. 217—228 Taf. I u. II) beschrieben und abgebildet werden — leider nur bei vereinzelten Formen — sind wohl in mehreren Fällen als pupale Gebilde zu deuten (vgl. S. 669—673).

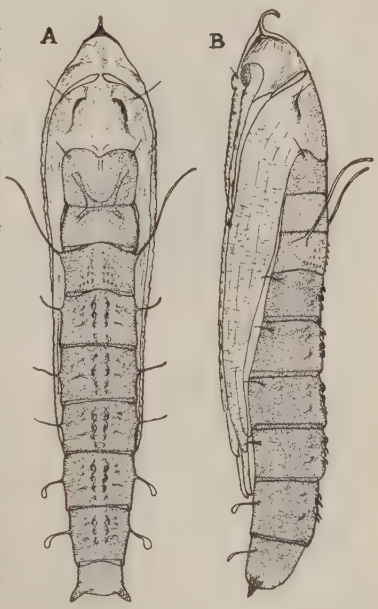


Fig. 5. Phyllocnistis suffusella, Puppe von der Dorsalseite (A) und lateral (B) gesehen. Kokonbohrer, pupale Lokomotionsorgane: Seitenborsten u. dorsale Dornen.

Die Bildung der Puppe aber ist, das müssen wir zugestehen, eine Umwandlung der Raupe in imaginiformer Richtung; jetzt werden besonders imaginale Organe gebildet und zwar vor allem die Flügel, die sich bei den meisten Formen im Raupenstadium nur als Imaginalscheiben in der Hypodermis vorfinden, bei verschiedenen Formen sogar (mehreren Minierraupen) bei den Jungraupen überhaupt noch nicht zu entdecken sind. In ähnlicher Weise rückt auch die Bildung der imaginalen Beine, Fühler und Mundwerkzeuge ansehnlich vor, und auch die Einteilung des Körpers in Regionen wird in gewissem Masse durchgeführt, wie die Organisation des Thorax-Abschnittes und die

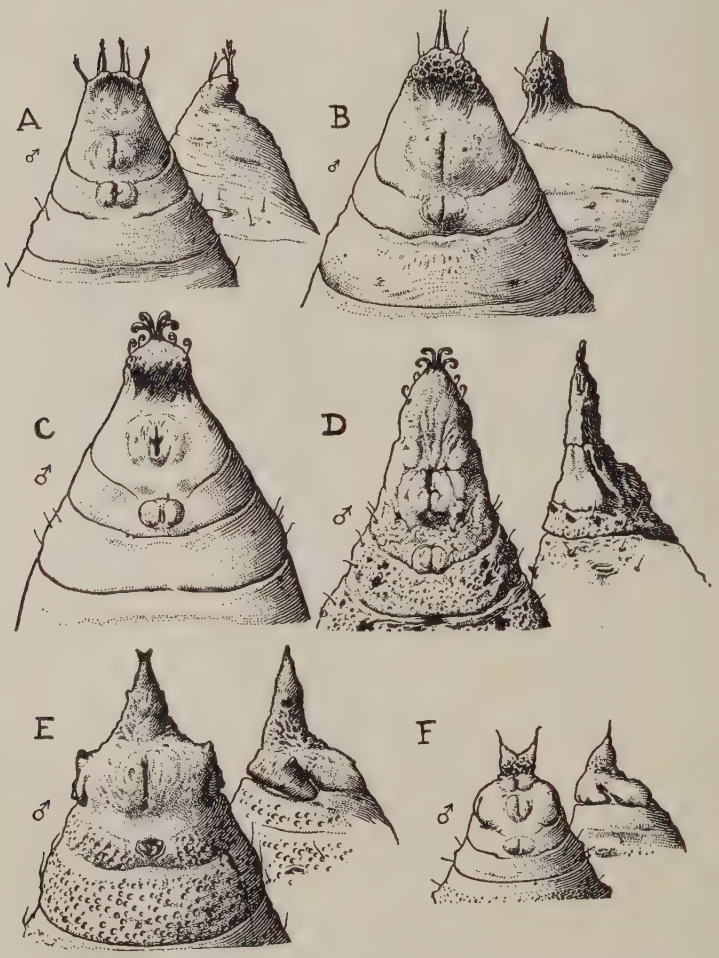


Fig. 6. Cremastergebilde am Hinterende der Puppe folgender Arten: A. Leucania comma, B. Calccampa vetusta, C. Scoliopteryx libatrix, D. Ennomos alniaria, E. Biston hirtarius, F. Gnophos myrtillata. Nach LJUNGDAHL 1919.

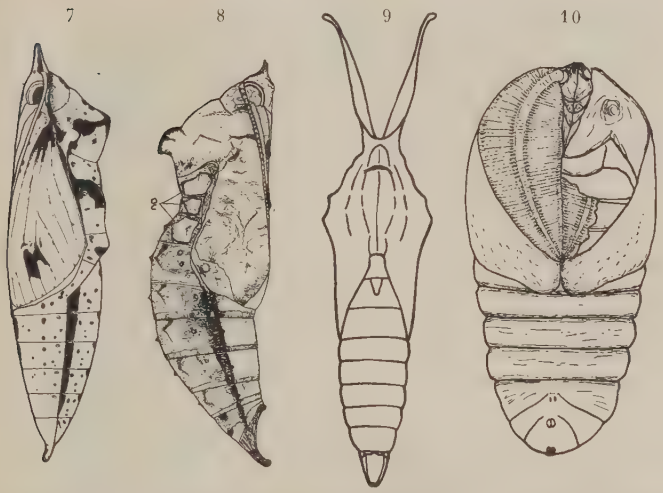


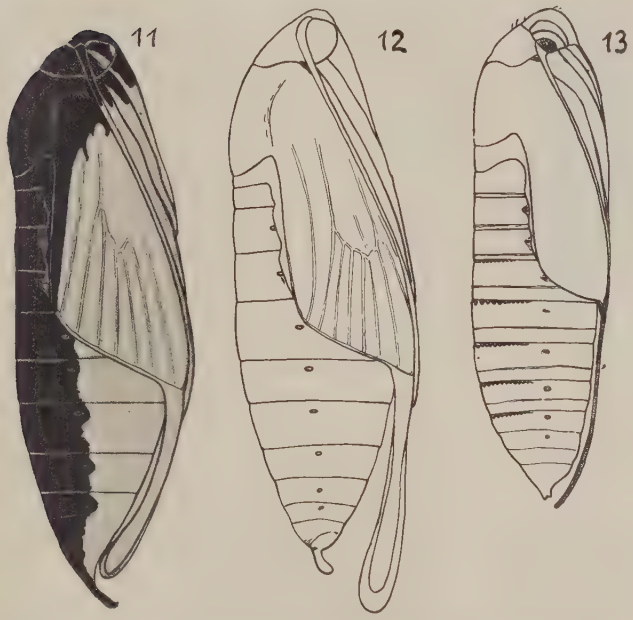
Fig. 7. Puppe von Pieris rapae. Fig. 8. Puppe von Vanessa c album. Näheres im Texte, S. 654 g. Goldflecke. Fig. 9. Hypertrophie der Palpenanlagen bei der Puppe von Euthalia. Nach Hering 1926 a. Fig. 10. Puppe von Telea polyphemus.

Bildung des imaginalen Abdomens durch Konzentration zeigt. *Aber diese imaginale Entwicklung wird in einem bestimmten Momente unterbrochen,* und die pupalen Merkmale entwickeln sich. Von diesen sind oben schon einige hervorgehoben worden. Sie stehen mit der pupalen Chitinisierung in bestimmtem Zusammenhang. Als eines der Hauptmerkmale der Schmetterlingspuppe ist vor allem die *Leimung* (*Verschmelzung*) *der Gliedmassen* anzusehen, die bei der Bildung des pupalen Chitins stattfindet und zur Bildung der *Mumienpuppen* oder *pupae obtectae* führt, die wohl bei der Mehrzahl der sog. höheren Lepidopteren vorkommt. Bei einzelnen Formen verschiedener Familien führt endlich eine noch intensivere Leimung, die auch den Abdominalabschnitt umfasst, zu den vollkommen unbeweglichen sog. *soliden Puppen,* so bei *Parnassius, Leucophasia, Lycaena, Gluphisia, Spilosoma, Atolmis* u. a. Die röhrenförmigen Abdominalringe der Puppen, die bei den verschiedenen Formen verschiedenartige Diffe-

renzierungen aufweisen, sind spezifisch pupal gebaut, in den meisten Fällen *ohne jede Einteilung in dorsale und ventrale Schilder* (Sterniten und Tergiten) wie bei der Imago. Eine gewisse Einteilung in obiger Hinsicht ist jedoch z. B. bei den Sesiiden und Cossiden und wohl auch bei anderen Formen mit einer Puppe von weniger ausgeprägtem pupa obtecta-Typus festzustellen.

Bei der Bildung des Puppenpanzers können wir, wie oben angeführt wurde, eine Einheitlichkeit spüren; die Kutikula wird als gemeinsame Hülle des Körpers und der Gliedmassen ausgeschieden. In einigen Fällen werden die Flügelscheiden von den sehr grossen Fühlerscheiden teilweise überdeckt, so bei der in Fig. 10 abgebildeten Puppenschale der grossen Saturniide *Telea polyphemus.* Die überraschend grossen Fühlerscheiden besonders der in der Figur abgebildeten ♂ Puppe sondern Chitin aus, die Flügelscheiden dagegen nur an ihrer freien Fläche, wodurch die Chitinscheide der Flügel eine ganz merkwürdige Form erhält. Die Chitinscheiden der Fühler sind in ihrem hinteren Abschnitte sogar zusammengewachsen. In ähnlicher Weise verursachte Deformationen der Chitinscheiden der Flügel finden sich, wenn auch weniger ausgeprägt, bei verschiedenen anderen Formen vor, so bei vielen Noctuiden und Geometriden (vgl. die Abbildungen bei Ljungdahl, aus denen diese Tatsache sehr deutlich hervorgeht).

In anderen Fällen wird die Flügelform durch Teilnahme an der Bildung der Rüsselscheide stark umgebildet. Bei der Gattung *Cucullia* ist diese Tatsache sehr instruktiv; sie wurde zum ersten Male von Süffert nachgewiesen (bei *C. artemisiae* u. *C. lucifuga* 1928 S. 354. Abb. 13). Ähnlich liegen die Verhältnisse, wie ich feststellen konnte, bei *C. absinthii, C. argentea* u. *C. umbratica.* Ein noch viel extremeres Beispiel aber bietet eine andere Art derselben Gattung, *C. xeranthemi,* von der ich eine Puppe aus dem Helsingforser Museum zur Ansicht hatte und die in Fig. 12 abgebildet ist sowie bei *Phytometra moneta* (Fig. 11), die früher auch von Ljungdahl (1929 S. 239, Fig. 114) abgebildet wurde. Bei den beiden letzterwähnten Formen füllt ein sehr langer, von der Spitze der beiden pupalen Flügel auslaufender Fortsatz den Raum zwischen den Rändern der nach dem Bauche zu bogenförmig gekrümmten, sehr langen Rüssel-



Figg. 11—13. Bildung der Rüsselscheiden der Puppen von Phytometra moneta (11), Cucullia xeranthemi (12) und Calophasia lunula (13). Näheres im Texte.

scheide aus. Dieser »Extrafortsatz» gehört zu der pupalen Randzone, betreffs welcher Süffert bei mehreren verschiedenen Formen sehr interessante Beobachtungen machte, und geht bei der Imago gänzlich verloren. Schon im pupalen Chitin sieht man deutlich die Demarkationslinie des imaginalen Flügelumrisses. Eine ähnliche Teilnahme der pupalen Flügelscheide an der Bildung der Rüsselscheide finden wir auch in anderen Gattungen, so ist sie bei *Dianthoecia* und bei *Phytometra* sehr deutlich, kommt aber wohl bei keiner anderen Art der Gattung zu einer so extremen Entwicklung wie bei *Ph. moneta*. Fig. 14 stellt die Puppe der *Syngrapha* (*Phytometra*) *microgamma* dar. Bei *Amblyptilia cosmodactyla* bilden die pupalen

Fig. 14. Puppe von Syngrapha microgamma mit unvollkommen durchgeführter Pigmentierung (Siehe S. 643, 665.

Flügel ebenfalls eine ziemlich lange Spitze, die wie auch die Fühler an die Rüsselscheide geleimt sind (Fig. 15). Bei verschiedenen anderen Formen mit extrem langem Saugrüssel findet bekanntlich die Bildung der Rüsselscheide ohne direkte Teilnahme anderer Organe statt. So bei *Herse convolvuli*, dessen Rüsselscheide eine ziemlich lange Schlinge bildet, in die der imaginale Rüssel in eine Doppelschlinge ausläuft und zwischen den Flügel- und Beinanlagen endet, oder bei der von Hering (1926 Abb. 14) abgebildeten ähnlich ausgerüsteten Puppe des Schwärmers *Amphonyx*. Bei *Calophasia lunula* (Fig. 13) ist die Rüsselscheide der Puppe ganz gewaltig entwickelt und reicht bis zur Spitze des Abdomens. Sie ist ohne Teilnahme irgendeiner anderen Organanlage gebildet; jedoch bilden die Flügelanlagen jederseits einen kleinen »Zapfen», der mit der Rüsselscheide verchmolzen ist; diese sind wohl als die die ungewöhnlich lange Rüsselscheide »stützenden Organe» zu deuten.

Im vorigen wurde schon etwas über die Randzone der pupalen Flügel geäussert. Poulton war der erste, der interessante Mitteilungen über imaginale Flügelkonturen bei den Puppen machte. Bei den Puppen der Vanessen, die er besonders untersuchte, fand er, dass der pupale chitinöse Puppenflügelumriss einen wenig differenzierten Verlauf aufwies, der eckige imaginale Flügelumriss aber sehr deutlich schon in der Puppenkutikula zu sehen war. Nach ihm hat wie gesagt vor allem Süffert diesen Umstand näher erforscht und zwar bei Formen mehrerer verschiedener Familien (*Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Saturniidae, Bombycidae, Sphingidae, Noctuidae, Geometridae*). Wenn man Gelegenheit hat ein grösseres Puppenmaterial verschiedener Formen in dieser Hinsicht zu durchmustern, findet man, wie Süffert hervorhebt, dass eine Randzone überhaupt sehr oft vorkommt. Dies konnte ich bei sehr vielen Formen feststellen und zwar auch bei mehreren sog. Microlepidopteren (*Tortricidae* z. B. *Acalla* sp., *Orthotaelia sparganiella*, Fig. 1, *Cossus cossus*,

Sesiidae, Fig. 3, u. s. w.). Bei einigen Formen ist dieser imaginale Flügelumriss kaum zu sehen oder sehr undeutlich, bei sehr vielen aber mehr oder weniger deutlich. Bei mehreren Formen ist eine ziemlich ausgeprägte individuelle Variation festzustellen. *Einige Arten weisen offenbar bei der Verpuppung eine ausgeprägtere Tendenz auf, sich in imaginaler Richtung zu entwickeln, andere eine wenig ausgeprägte, und diese Tendenz zur Bildung imaginaler Eigenschaften wird durch eine Entwicklung des imaginalen Flügeladersystems verstärkt* (vgl. S. 666—676 sowie die Fig. 29, 30, 35).

Zum Schlusse wollen wir noch einmal feststellen, dass die Puppe der Schmetterlinge durch eine ganze Reihe besonderer pupaler Merkmale ausgezeichnet ist, die sich während der phylogenetischen Entwicklung ganz wie die spezifisch larvalen Eigenschaften bei den Raupen entwickelten. In manchen Familien ist die Puppe durch eine sonderbare Formbildung charakterisiert, denken wir nur an die tonnenförmigen, »aufgeblasenen» Puppen in gewissen Tagfalterfamilien (*Papilionidae, Lycaenidae, Satyridae, Nymphalidae* u. a.) oder an die stark zugespitzten, mit scharfen lateralen Längsleisten versehenen Puppen z. B. der Pieriiden, an die stark abgeplatteten »blattähnlichen» Puppen von *Apatura*, an die mit thorakalen Rückentuberkeln versehenen Puppen bei *Limenitis*[1]) oder die »mimetischen», mit der Unterlage in verblüffender Weise übereinstimmenden Puppen gewisser exotischer Papilioniden, um nur einige Typen aus der Mannigfaltigkeit und Fülle der Formen zu nennen.

[1]) Vgl. die Abbildung der Raupe und Puppe von *Limenitis archippus* bei Weismann (1913, T. I, Fig. 11 a u. C); jene weist eine ziemlich ähnliche Rückentuberkel wie bei der *Apatura*-Puppe auf, die auch bei der Raupe Fig. 11 a zu sehen ist (siehe auch S. 646—654). — Auch die Abbildung der Raupe und Puppe von *Issoria sinha bowdenia* (Butl.) bei Hopkins (Insects of Samoa, etc. in The Hope Reports Vol. XVIII, 1923—1932 Oxford 1932 Plate IV Figs. 6, 7) ist von Interesse. Hier sind einige der larvalen Dornen bei der Puppe sehr schön ausgebildet.

EINIGE BEISPIELE LARVALER MERKMALE DER PUPPEN.

Die larvalen Merkmale der Puppen können verschieden sein; jedoch sind sie hauptsächlich folgender Art:

1. Larvale Haargebilde und Warzen sowie Reste larvaler umgebildeter Warzen.
2. Larvale Farben und Farbenmuster, die entweder in die Hypodermis oder in die Chitinschale ausgeschieden sind.

1. *Larvale Haargebilde und Warzen bei den Puppen.* Bei Lepidopterenraupen verschiedener Familien treten bekanntlich mehr oder weniger deutlich entwickelte Warzen auf, die gröbere oder feinere Haare tragen, die bei anderen Formen oft sehr stark rückgebildet oder ganz rudimentär sind. Die Warzen können bei den Raupen in verschiedener Weise umgebildet werden; als differenzierte und umgewandelte Warzen müssen wohl die Dornen der Nymphalidenraupen oder die der exotischen Saturniidenraupen aufgefasst werden.

Das Studium der Puppen zeigt uns, dass in mehreren Familien Reste dieser spezifisch larvalen Warzen und Dornen in der Puppenkutikula zu sehen sind, in der Regel allerdings mehr oder weniger reduziert oder in irgendeiner Weise umgebildet. So finden wir z. B. bei gewissen Lymantriiden auf dem mit den larvalen Warzen übereinstimmenden Bezirke an der Puppenschale ähnliche Haarwarzengebilde wie bei den Raupen.

Stilpnotia salicis liefert ein gutes Beispiel hierfür. Bei einer neugebildeten Puppe, die noch ganz weich und nicht ausgefärbt ist — die Bildung der Puppenkutikula, die wenigstens meist glänzend schwarz wird, ist soeben eingeleitet — sieht man die grossen, ganz wie bei der Raupe angeordneten Warzen mit langen Haaren ausgerüstet, die bei der fertigen Puppe weisslich oder oft gelblich sind und sehr schön gegen die schwarze Puppenkutikula abstechen. Bei der fertigen, völlig gefärbten Puppe, sind die Haare besonders am Abdomen etwas nach hinten gerichtet. Bei den mit der *Stilpnotia*-Puppe in allem Wesentlichen ziemlich übereinstimmenden Puppen

von *Lymantria monacha* und *Ocneria dispar*, von denen ich einige Puppen zum Vergleich hatte, zeigen sich betreffs der Behaarung ähnliche Verhältnisse wie bei *Stilpnotia*. Die larvalen Warzen sind sehr schön an der Puppenkutikula zu sehen, und die Seitenwarzen am ersten Segmente der Puppe tragen, ganz wie bei der Raupe, dunkle, alle übrigen dagegen helle Haare. Übereinstimmend hiermit sind offenbar bei der Mehrzahl der Lymantriiden larvale Haarwarzen bei der Puppe vorhanden. In den Handbüchern (Rebel, Berge, u. a.) finden sich auch kurze Angaben über die Merkmale der Puppen der einzelnen Arten, die darauf hindeuten (so im Genus *Ocnogyna*, *Ocneria*, *Laelia*).[1])

Selbst hatte ich Gelegenheit Puppen von einigen Arten näher zu untersuchen und zwar von den Gattungen *Dasychira* (*pudibunda*, *fascelina*, *selenitica* u. *abietis*) und *Orgyia* (*gonostigma*, *antiqua* u. *ericae*). Diese weisen sämtlich im Raupenstadium besondere Haarpinsel am Rücken bestimmter Segmente auf. Sie werden schon bei der jüngeren Raupe angelegt, nehmen bei jeder Häutung allmählich zu, sind aber erst nach der letzten larvalen Häutung voll ausgebildet, an den Segmenten 4 bis 7 zu etwa gleich grossen Büscheln mit reichlichen Fiederhaaren. Diese larvalen Haarbüschel sind von besonderem Interesse; Reste derselben können auch bei den Puppen nachgewiesen werden, dagegen nicht solche bei der Raupe ebenfalls vorkommende laterale am ersten Segmente sowie Afterbüschel (vgl. ähnliche Angaben von Poulton betr. *D. pudibunda*).

D. pudibunda und *D. abietis* weisen Puppen auf, die am meisten mit derjenigen der *Stilpnotia* übereinstimmen, nur ist die Behaarung der typisch larval angeordneten Warzen an der Puppenkutikula spärlicher. *D. fascelina* und *D. selenitica* sind dagegen sehr reichlich behaart, und besonders die letzterwähnte Art ist am Rücken sehr lang behaart, an der Ventralseite dagegen, wie auch bei der Raupe, sind die Haare kürzer und spärlicher. Recht ähnliche Verhältnisse liegen bei den *Orgyia*-Arten vor (Fig. 17).

[1]) *Laria l nigrum* bildet offenbar eine Ausnahme; leider habe ich keine Puppe dieser Art gesehen. Nach den Handbüchern soll sie mit kurzen Stacheln versehen sein und die Kutikula grün und schwarz gefärbt, d. h. offenbar unvollständig pigmentiert sein (vgl. S. 665).

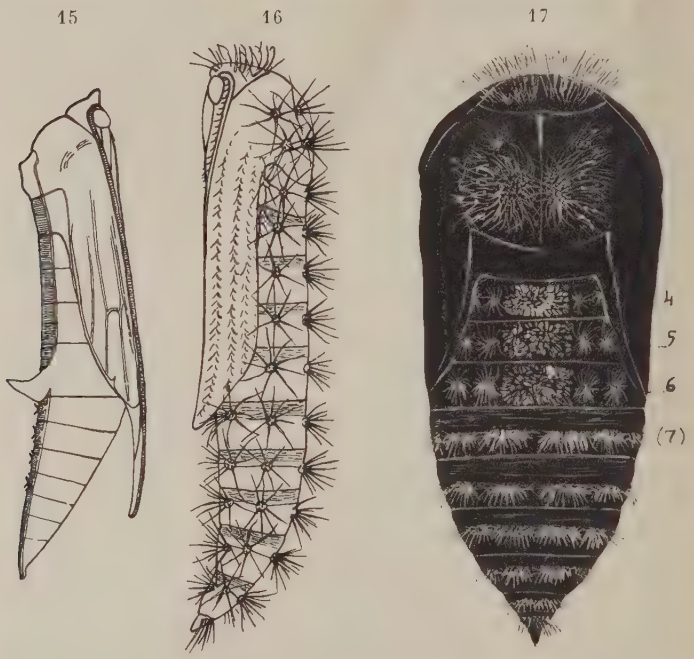


Fig. 15. Puppe von Amblyptilia cosmodactyla. Fig. 16. Puppe von Alucita pentadactyla. Fig. 17. Orgyia ericae, ♂-Puppe, dorsal.

Von den Dorsalpinseln sind bei den Puppen deutliche Reste vorhanden, wie schon POULTON (S. 193) betreffs *D. pudibunda* und *O. antiqua* feststellen konnte. Am deutlichsten fanden sich solche bei den *Orgyia*-Arten und zwar besonders bei den männlichen Puppen. Die Haare sind aber ganz verändert, schuppenförmig. Bei *O. gonostigma*, Fig. 18 a, sind sie in sehr dünne rundliche oder bisweilen nierenförmige Schuppen oder Scheiben umgewandelt, die dicht an die Kutikula gedrückt sind. Bei den beiden mir zur Verfügung stehenden ♀-Puppen sind sie spärlicher und auf einen viel kleineren Bezirk beschränkt. Bei *O. antiqua* sitzen diese rückgebildeten scheibenförmigen Haarreste auf einem deutlichen Schafte und sind sehr

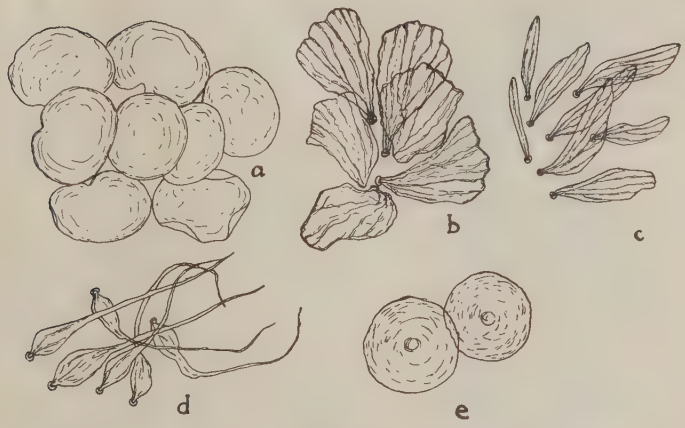


Fig. 18 a—e. Mehr oder weniger umgewandelte Haare der larvalen Dorsalpinseln bei den Puppen folgender Lymantriden-Arten: a. Orgyia gonostigma, b. O. antiqua, c. O. ericae, d. Dasychira abietis, e. D. fascelina.

dünn, gefaltet und eingeschrumpft (Fig. 18 b). Bei *O. ericae* endlich sind die meisten dieser Haare viel kleiner, länglich und ebenfalls gefaltet (Fig. 18 c). Die *Dasychira*-Arten verhalten sich in dieser Hinsicht verschieden. *D. fascelina* (Fig. 18 e) weist spärliche, scheibenförmige Haargebilde auf, ähnlich wie *O. gonostigma*, sie scheinen aber noch dünner als bei der genannten Art zu sein und sitzen auf einem Schafte. *D. abietis* hat weniger umgewandelte Haare (Fig. 18 d) mit einer aufgeblasenen Basalpartie, und bei *D. pudibunda* sind sie in ziemlich gewöhnlicher Weise entwickelt, jedoch etwas verkrüppelt, gekrümmt; der Basalteil ist nur unbedeutend verdickt. Bei *D. selenitica* endlich finden wir an diesen Bezirken der Puppen nur Haare von gewöhnlicher Gestalt, in der Fläche des Chitins sind jedoch sehr zahlreiche kleine Grübchen zu beobachten, offenbare Restnarben der larvalen Pinselhaare. Diese Haare weisen bei sämtlichen obengenannten Arten unzweideutige Kennzeichen der Rückbildung auf.

Bei den Puppen von *Porthesia similis* und *Euproctis chrysorrhoea*, deren Raupen nur spärlich behaarte Warzen aufweisen, fand ich nur fein behaarte Warzen.

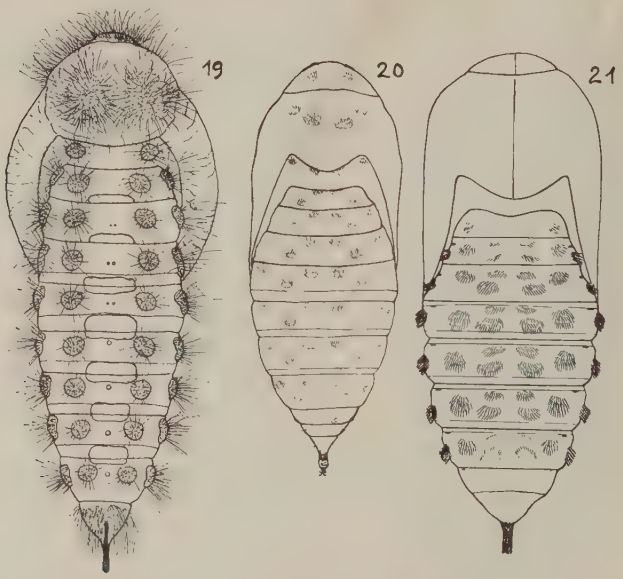


Fig. 19—21. Rudimente larvaler Haarwarzengebilde der Puppen von Leucoma salicis (19), Colocasia coryli (20) und Rhyparia purpurata (21). Näheres im Texte. Bei der noch weichen, unchitinisierten Puppe von Leucoma salicis (19) sind die larvalen Dorsalmakeln in der Hypodermis zu sehen (vgl. S. 656).

Aber auch bei Repräsentanten verschiedener anderer Familien finden wir bei der Puppe larvale Haarwarzen. So hatte ich Gelegenheit, Puppen der Unterfamilie *Acronyctinae* zu untersuchen, die behaarte Raupen von lymantriidem, ähnlichem Typus aufweisen.

Colocasia coryli ist von diesen die interessanteste; die Puppe dieser Art ist schon von LJUNGDAHL beschrieben und abgebildet worden. Sie weist in ihrem allgemeinen Bau grosse Übereinstimmungen mit den Lymantriidenpuppen auf, wie aus Fig. 20 hervorgeht. Larvale Warzen mit ziemlich weit reduzierten Haaren sind vorhanden, die Haare sind jedenfalls viel weiter rückgebildet als bei den von mir oben erwähnten Lymantriidenarten. Die Gattung *Colocasia* wird von manchen Systematikern zur Familie *Lymantriidae* gerechnet, ganz beson-

ders wegen des Baues sowohl der Raupe als der Puppe. Die Chitinisierung der Puppe scheint viel stärker als bei den Lymantriiden zu sein. Bei *Panthea coenobita*, deren Raupe sich in einem weiten, seidenen Kokon vom »Lymantriidentypus» verpuppt, kann man Spuren der larvalen Warzen in der Puppenkutikula finden, jedoch sind bei dieser Art keine Haare entwickelt; an Stelle der Warzen kann man nur kleine, in bestimmter Reihenfolge angeordnete Gruben feststellen. Auch *Trichosea ludifica*, eine Art, die in bezug auf Verpuppung (Lymantridencocon), Puppenbau u. s. w. vom Acronyctinentypus ziemlich abweicht, weist wenn auch nur undeutliche Reste der larvalen Haarwarzen auf und zwar als zu Kreisen angeordnete Gruben im pupalen Chitin.

Craniophora ligustri ist in systematischer Hinsicht besonders interessant. Sie wird von Warren (bei Seitz) zur Gattung *Chamaepora* gerechnet und weist offenbar im Imagozustande grosse Übereinstimmungen mit den Formen dieser Gruppe (*rumicis*-Gr.) auf. Die Raupe verpuppt sich jedoch in einer weiten Puppenwiege vom »Lymantriidentypus» und weist ziemlich eigenartige, von den Repräsentanten dieses Genus abweichende Merkmale auf; die Puppe ist, wie schon Ljungdahl hervorgehoben hat, durch auffallende Charakteristika ausgezeichnet. Mir stand leider nur eine einzige Puppenschale zur Verfügung, die vollkommen mit der Beschreibung und Abbildung Ljungdahls übereinstimmt. An der Dorsalseite der verschiedenen Segmente finden sich eigenartige Depressionen, die wohl als *unvollkommen entwickelte Querwülste zu deuten sind, die gerade an den Segmenten der Chamaepora-Puppen sehr ausgeprägt vorkommen*, aber bei der grössten Anzahl der Puppen eben als ein besonderes Charakteristikum dieses Stadiums ausgebildet sind. Auch bei der Puppe von *Simyra albovenosa* ist die Differenzierung des Mittelteils vollständig durchgeführt, und die Puppe hat dasselbe Aussehen wie die im Genus *Chamaepora*. Es scheint mir berechtigt, auf Grund des Raupen- und Puppenbaues das alte Genus *Craniophora* aufrecht zu halten; die Einteilung auch der Gen. *Acronycta* und *Chamaepora* stützt sich ja vorwiegend auf Merkmale der Raupen und Puppen.

Eine nähere Untersuchung der Puppen einiger Arten des Genus *Acronycta* ergab, dass auch bei diesen, die bekanntlich ziemlich stark

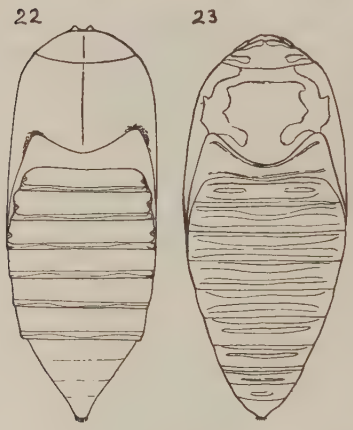


Fig. 22. Chamaepora euphorbiae obscura, Puppe von der Dorsalseite, die Mittelpartie der Abdominalsegmente grob punktiert von mehr oder weniger glänzenden »Leisten» oder »Querwülsten» begrenzt (vgl. S. 651). Fig. 23. Craniophora ligustri, Puppe von der Dorsalseite, die Grenzen der merkwürdigen »Depressionen» (vgl. Ljungdahl sowie S. 651) zeigend, die als unvollständige »Querwülste» gedeutet werden können.

behaarte Raupen aufweisen, Reste der larvalen Warzen — wenn auch nur als unbedeutende, zu Kreisen angeordnete, sehr kleine Härchen — nachgewiesen werden können. Dies ist der Fall bei *A. cuspis*, *A. tridens* und *A. psi*, bei denen dazu noch sehr undeutliche Reste der grösseren Warzen, »Buckeln» an der Dorsalseite des ersten und neunten Abdominalsegments wahrzunehmen sind, ganz wie die schon von POULTON (S. 193) bei der Puppe von *A. psi* beschriebenen und abgebildeten. Auch die Angaben dieses Autors über das Vorkommen ähnlicher Narben, d. h. Reste des Afterhorns, bei den Puppen verschiedener Sphingidenarten kann man sehr leicht verifizieren (vgl. POULTON, besonders auch Pl. XX, fig. 2, *Sm. ocellata*).[1])

Deutliche Reste der larvalen Haarwarzen finden sich noch in verschiedenen anderen Familien. *Rhyparia purpurata* weist ziemlich grosse Haare auf, wie aus Fig. 21 hervorgehen dürfte. Bei *Arctia caja* findet man an der Puppenkutikula nur sehr undeutliche Unebenhei-

[1]) Dieses Afterhorn der Sphingidenraupen ist in vielen Fälle (z. B. bei den *Choerocampa*-Arten) mit den pupalen in morphologischer Hinsicht ziemlich übereinstimmend; bei der Puppe wird die dem Cremaster entsprechende Hornbildung bekanntlich am elften Segmente gebildet. Segm. 8 bis 10 sind bei der Puppe zusammengewachsen. Die Lage der Afterhörner der Raupe und Puppe sowie ihre ziemlich grosse Übereinstimmung im Bau scheinen mir von besonderem Interesse zu sein.

ten an Stelle der larvalen Warzen, bei *Gnophria rubricollis* sind sie an den Abdominalsegmenten vielleicht etwas deutlicher, bei *Lithosia complana* und *L. lurideola* treten sie nur undeutlich hervor. In der Fam. *Drepanidae* sind bei *Drepana curvatula* und *D. falcataria* die Warzen am Rücken der Puppe ziemlich deutlich und tragen wie bei der Raupe einzelne Haare. Nach der Abbildung Moshers (1916 Pl. XXVII. Fig. 104) zu urteilen weist die Puppe von *Isia isabella* deutliche Reste der larvalen Haarwarzen auf; auch Poulton stellte solche Warzenreste bei der Puppe von *Saturnia carpini* fest — dieser Typus ist somit auch unter den Saturniiden vertreten.

In den obenangeführten Fällen sind wohl die an der Puppenkutikula auftretenden Warzen- und Haargebilde am besten als rudimentär zu bezeichnen, und dasselbe kann man wohl auch von mehreren bei anderen Formen vorkommenden ähnlichen Gebilden sagen. Bei den Lycaeniden und Hesperiden kommt bei den Puppen oft ein dickes Haarkleid vor, bei gewissen Formen, wie bei der eigentümlichen Puppe von *Thecla pruni* noch dazu knopfartige Warzen, ähnlich den bei der Raupe vorkommenden. Bei einigen dieser Arten ist wenigstens ein Teil der Haare in eigentümliche »Trumpet-hairs» umgewandelt, wie dies der Fall bei *Chrysophanus phlaeas* oder *Chr.*

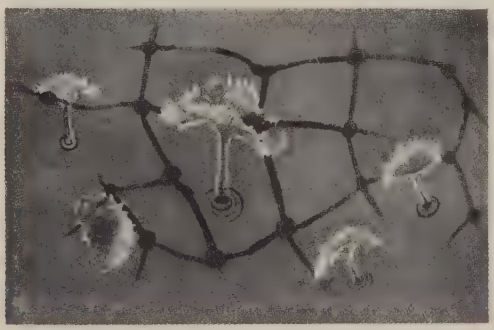


Fig. 24. »Trumpet-hairs» der Puppenkutikula von Chrysophanus virgaureae v. miegii. Nach Tutt (VIII. Pl. XI.)

virgaureae ist. Ich gebe die schöne Abbildung von Tutt (Br. Lep. VIII, Pl. XI.) der »Trumpet-hairs» bei *Chr. virgaureae* var. *miegii* in Fig. 24 wieder. Ähnliche, jedoch längere Haare fand ich bei *Chr. hippothoë*. Sie zeigen eine gewisse Übereinstimmung mit den von mir oben abgebildeten und beschriebenen Haaren der *Orgyia*-Arten. Ähnliche Haargebilde kommen auch bei den Raupen gewisser Hesperiden vor, wie bei *Thanaos tages* als »Trumpet-shaped hairs» (Tutt VIII. Pl. VII.). Ob diese Haare irgendwie von Bedeutung oder als reduzierte Haargebilde aufzufassen sind, ist schwer zu entscheiden.

Bei verschiedenen Formen können wir feststellen, dass *die in Dornen umgewandelten Warzen der Raupe auch bei der Puppe auftreten, jedoch oft in irgendeiner Weise umgewandelt.* So treten bei den Vanessen die Dornen auf, in allen von mir bekannten Fällen gewiss betreffs Haardifferenzierungen reduziert, aber doch als »Stacheln» oder »Buckel» von beträchtlicher Grösse. So werden die Puppen von *Vanessa c album, urticae, io, xanthomelas, polychloros, l album* oder die von *Pyrameis atalanta* durch diese »Dornen» oder »Stacheln» charakterisiert, die bei einigen Formen teilweise — und zwar die der vorderen Abdominalsegmente (z. B. *V. c album* Fig. 8) — in Metallflecken von silbernem oder goldenem Glanz umgewandelt sind. Bei den echten *Argynnis*-Arten sind diese Dornen ebenfalls vorhanden, bei den *Brenthis*-Arten scheinen sie überhaupt mehr oder weniger zurückgebildet zu sein, wie auch und zwar noch weiter, bei den *Melitaea*-Arten (Siehe auch die Fussnote, S. 645).

Ein näheres Eingehen auf diesen Gegenstand ist in diesem Zusammenhang nicht möglich. Ich kann nur daran erinnern, dass die larvalen Haarwarzen bei manchen Formen bei den Puppen sehr kräftig entwickelt auftreten, wie u. a. bei verschiedenen Pterophoriden (vgl. *Alucita pentadactyla*, Fig. 16, sowie Tutts schöne Abbildung der Raupe und Puppe von *Trichoptilus paludum*, Br. Lep. V, Pl. I), bei anderen teils in eigentümliche dorsale »Haken» oder »Hörner» ausgewachsen, wie bei *Amblyptilia cosmodactyla* (Fig. 15). Bei systematisch nahestehenden Arten können diese Haarwarzen schon bei der Raupe mehr oder weniger rückgebildet sein, und auch bei der Puppe sind sie kaum zu entdecken.

2. *Larvale Farben und Farbenmuster bei den Puppen.* Die Farben der Schmetterlingsraupen können bekanntlich verschiedener Art sein. Teils sind sie hauptsächlich von der Farbe der Hämolymphe abhängig, teils sind sie vorwiegend rein kutikulär, teils sind sie teilweise oder auch hauptsächlich hypodermaler Natur.

Bei den Formen mit rein kutikulärem Farbenkleid der Raupe gehen natürlich die Farben beim Abstreifen der larvalen Kutikula gänzlich verloren. Dies kann man bei sehr vielen Arten verschiedener Familien feststellen, und dieses Verhalten scheint bei der Mehrzahl der Noctuiden wie auch bei den meisten Geometriden der gewöhnliche Modus zu sein.[1]) Selbst bei den stark gezeichneten Raupen von *Phalera bucephala* oder bei den sehr bunt gefärbten Raupen von *Calophasia lunula*, gehen die Farben verloren, nur einen sehr unbedeutenden Rest der gelben Komponente kann man bei der noch nicht chitinisierten Puppe der letzterwähnten Art beobachten. Wahrscheinlich ist diese Farbe im Fettkörper in ähnlicher Weise wie bei *Poecilocampa populi* gelagert, wo nur die unbedeutende hier vorhandene gelbe Komponente bei der unausgefärbten Puppe zu sehen ist. Bei der bunt gefärbten *Dasychira pudibunda*-Raupe sind die Farben meistens rein kutikulär, weshalb bei der neugebildeten Puppe nur wenige Elemente des Farbenkleides zu entdecken sind. Bei einer sehr grossen Anzahl von Formen ist offenbar eine ziemlich *scharfe Grenze in bezug auf die Ausbildung der larvalen Farben zwischen dem Raupen- und Puppen-Stadium vorhanden*, und hier verschwinden die Raupenfarben vollständig, werden überhaupt nicht weiter in der Hypodermis gebildet (vgl. POULTON 1889 S. 189).

Es gibt jedoch eine ganze Anzahl von Formen, bei denen larvale Farben in der Hypodermis noch bei der Verpuppung gebildet werden oder die dort vorhandenen Farben nicht reduziert werden. Dafür einige Beispiele.

---

[1]) Auch unter den Geometriden gibt es sicherlich Arten, bei denen das Pigment wenigstens teilweise hypodermal gelagert ist, so bei *Rhyparia melanaria*, wo rötliche Pigmentreste in der Hypodermis der neugebildeten Puppe sich finden. Systematisch ausgeführte Untersuchungen möglichst vieler Arten auch in dieser Hinsicht und zwar sowohl der Geometriden als Repräsentanten anderer Familien wären sehr erwünscht.

Wir kehren noch einmal zu unserer Abbildung der neugebildeten Puppe von *Stilpnotia salicis* zurück (Fig. 19). Am Rücken der Puppe sind grosse gelbe Flecke in der Hypodermis vorhanden, die an Stelle der larvalen Rückenmakeln auftreten und unzweideutig larvaler Natur sind.[1]) Doch sind sie bei der Puppe etwas *kleiner als bei der Raupe und an den Thorakalsegmenten überhaupt nicht ausgebildet sondern vollständig reduziert.* Sie werden in der Regel von der schwarzen Kutikula überdeckt. Ähnliche hypodermale Reste der Raupenzeichnung sind bei der neugebildeten *Parnassius apollo*-Puppe als rote Seitenmakeln, und zwar auch an den Thorakalsegmenten, zu sehen, was schon LJUNGDAHL beobachtete und auch abgebildet hat (1918, S. 82) und ich selbst mehrmals konstatieren konnte. *Pygaera curtula* und *P. pigra* zeigen die hypodermalen Raupenzeichnungen sehr deutlich bei der neugebildeten, unchitinisierten Puppe.

VAN BEMMELEN, der die Farbenmuster der Raupen, Puppen und Imagines der Schmetterlinge und ganz besonders gewisser Tagfalter und Schwärmer zum Gegenstand seiner Untersuchungen machte, wies solche larvale Farbenkomponente bei den Puppen der Schwärmerarten *Acherontia atropos, Protoparce convolvuli, Sphinx ligustri* und *Choerocampa celerio* auf und konnte diese noch bei der ziemlich entwickelten Imago vor dem Ausschlüpfen feststellen. Selbst hatte ich Gelegenheit neugebildete Puppen von *Sphinx ligustri* und *Hyloicus pinastri* in dieser Hinsicht zu untersuchen. Bei der erstgenannten Art waren die Schrägstreifen der Raupe bei der neugebildeten Puppe zu sehen, bei der letzterwähnten dagegen war die Längszeichnung nicht sichtbar, und noch weniger wies die Imago in den letzten Tagen vor dem Schlüpfen Andeutungen einer Raupenzeichnung auf. Bei *Deilephila galii* wenigstens gehen die Augenzeichnungen der Raupe bei der Verpuppung verloren und offenbar auch die übrigen Elemente des Farbenmusters, so auch bei *Ch. porcellus* und *Ch. elpenor;* die neugebildeten Puppen sind vorwiegend gelblich.

Sehr schöne Beispiele von Formen mit hypodermalen, larvalen, bei der Puppe persistierenden Färbungsmustern bieten einige Arten

[1]) Die Angabe bei v. BEMMELEN (1928 S. 182), dass schon SWAMMERDAM eben solche larvale Zeichnungen beobachtete und »dem staunenden Herzog von Florenz vorzeigte» ist besonders interessant.

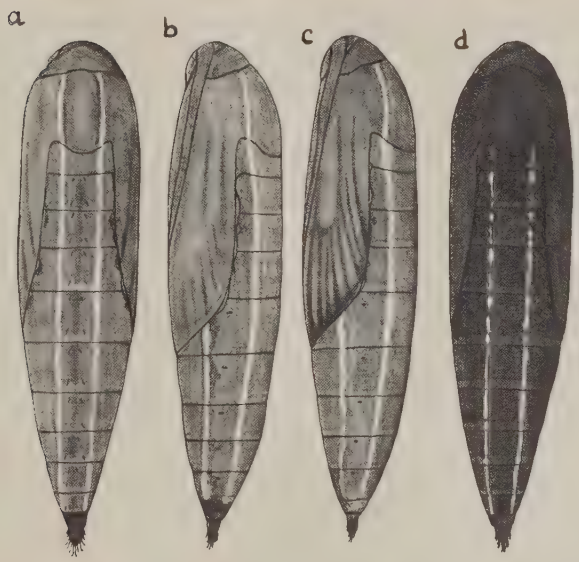


Fig. 25 a—d. Larentia juniperata. a u. b. Puppen von larvaler Farbe, die durch die sehr dünne Kutikula hindurchleuchtet; c. Puppe mit larvaler Farbe; ein wenig dunkles Pigment ist jedoch gebildet und in der Kutikula ausgeschieden; d. dunkle Puppe, von kutikulärem dunklem Pigment gefärbt; die larvalen Längslinien sind noch zu sehen.

des Genus *Larentia*. Wie schon aus der Literatur hervorgeht, weisen die Puppen von *L. variata*, *L. obeliscata* und *L. juniperata* ein ganz larvales Zeichnungsmuster auf, und auch die Puppe von *L. cognata* gehört, wie ich an mehreren Stücken feststellen konnte, zu demselben Typus.[1]) Über die Puppe von *L. obeliscata* — einer Art, die von

[1]) Vor mehreren Jahren hatte ich Gelegenheit einige Raupen dieser Art zu züchten. Die Puppen wiesen Raupenzeichnungen auf, wie ich mich sehr deutlich erinnere. Von solchen Raupenzeichnungen der Puppe dieser Art berichtet Nordström (S. 186) nichts. Vielleicht waren die von ihm beobachteten Puppen schon älter und die Raupenzeichnungen bei der Ausbildung der Imagines rückgebildet.

mehreren Autoren als eine Form von *L. variata* angesehen wird — liefert Nordström (1916 S. 186) eine genaue Beschreibung. Er fand zweierlei Puppentypen, eine grüne sowie eine schwarzbraune; die grüne wies die larvalen Farben und Zeichnungen auf. Ich hatte selbst Gelegenheit einige Puppen von *L. obeliscata* zu untersuchen, die sämtlich grün waren und larvale Zeichnungen aufwiesen. Von *L. juniperata* stand mir ein reichlicheres Material zu Verfügung. Die meisten Puppen waren rein grün, mit larvalem Zeichnungsmuster in voller Ausprägung, wie aus Fig. 25 a—c hervorgeht. Diese Grundfarbe ist teils durch die Hämolymphe, teils durch in der Hypodermis gelagerte grüne Farben bedingt. Auch die Puppe dieser Art wird von Nordström, sowie später von Ljungdahl beschrieben. Mein Material wies nur wenige dunkel gefärbte Puppen (Fig. 25 d) auf, von in ganzem 62 Stück waren nur 3 dunkel gefärbt. Bei den letzterwähnten treten die Subdorsalen und die Seitenlinien, wie Nordström hervorhebt, als »chromgelbe Linien» hervor. Die grüngefärbten Puppen sind jedoch alle ihren Zeichnungen nach von larvalem Typus, was allerdings nicht deutlich genug von dem genannten Autor durch die Worte »Puppe grün, unliniiert» hervorgehoben wird. Besonders bei der grünen Puppenform konnte man auch die rote obere Begrenzung der Seitenlinien und zwar auch am Prothorax beobachten, die in ihrer Ausprägung bei der Raupe eine ziemlich grosse individuelle Variation aufweist, bei diesen Puppen aber oft sehr prägnant und, wie es scheint, noch viel ausgeprägter als bei der Raupe auftritt. Nur bei einer einzigen Puppe war die Bildung eines dunklen Pigmentes, d. h. die Bildung des gewöhnlichen Puppenpigmentes mehrerer anderer, auch systematisch nahestehender Arten, eingeleitet. Diese Pigmentierung wurde (Fig. 25 c) jedoch viel früher als bei den schwarzbraunen Puppen (Fig. 25 d) unterbrochen; die betreffende Puppe wies nur eine deutliche bräunliche Grundfarbe auf, besonders am Rücken; auch an den Flügeln war die Pigmentbildung eingeleitet und zwar, wie aus Fig. 25 c hervorgeht, an den Adern der Flügelscheiden ansehnlich vorgeschritten.

Schon nach etwa zwei Wochen wurde bei den *L. juniperata*-Puppen die Imagoentwicklung eingeleitet, und nur einige Tage später war von der Larvenzeichnung nichts mehr zu sehen.

L. juniperata ist, wie aus der obigen Darstellung hervorgehen dürfte, von grossem Interesse. Einige Bemerkungen über die Instinkte der Verpuppung scheinen mir hier von Bedeutung zu sein. Bekanntlich werden bei der Verpuppung der Raupe dieser Art[1]) einige Nadeln der Nahrungspflanze, des Wacholders, durch einige Fäden notdürftig zusammengesponnen, und hier, in seiner sehr unvollständigen, »rudimentären» Puppenwiege geht die Raupe binnen einigen Tagen in das Puppenstadium über. Merkwürdigerweise aber war der Verpuppungsmodus eben der Raupen, die die dunklen Puppen lieferten, von dem gewöhnlichen abweichend. Sie verpuppten sich folgendermassen: zwei Stücke, an der unteren Seite des *Juniperus*-Strauches in Ansammlungen dürrer Nadeln, das dritte Stück, am Felsen unter einem Steine. Das Material muss gewiss noch als zu ungenügend angesehen werden, um weitere Schlüsse zu gestatten, aber es scheint, als ob diese *abweichenden Instinkte der Verpuppung mit der äusseren Abweichung der betr. Puppen im Zusammenhang ständen.* Weniger ausgeprägte Verpuppungsinstinkte wären mit mehr larvalem Aussehen der betr. Puppe kombiniert.

Es gibt sicher noch mehrere Beispiele obengenannter Art. Wir sahen, dass bei dem Hauptteil der Raupen, namentlich bei denen, die grüne Puppen lieferten, das larvale Farbenmuster in der Hypodermis oder der Hämolymphe lokalisiert war und bald verschwand: die Puppenschale war ziemlich dünn, hell schmutzig graugelb. Unser Beispiel ist z. B. mit *Stilpnotia* oder *Parnassius apollo* (vgl. S. 656) übereinstimmend, nur ist die Puppenkutikula so dünn und durchsichtig, dass die larvalen Zeichnungen hindurchleuchten. Bei den wenigen Puppen, die dunkles Pigment ausbildeten, ist ein weiterer Puppencharakter ausgebildet worden, eine pupale Pigmentbildung, die bei den meisten Arten auch im Genus *Larentia* in voller Ausprägung vorhanden ist. Von der larvalen Zeichnung werden jedoch die Längslinien bei den dunklen Puppen dieser Art erhalten und sind an der leeren Schale deutlich sichtbar.

[1]) In ganz ähnlicher Weise verpuppen sich auch die von mir beobachteten *L. cognata*-Raupen sowie die *L. obeliscata*-Raupen zwischen Kiefern-Nadeln.

Fig. 26 a—c. Pieris brassicae: a. Raupe, das larvale Zeichnungsmuster zeigend; b. Neugebildete Puppe, noch nicht chitinisiert, das hypodermale larvale Zeichnungsmuster zeigend; c. Fertige Puppe, die die im Chitin gebildeten Elemente der larvalen Zeichnungen zeigt.

Bei nicht wenigen Formen sind jedoch larvale Zeichnungen verschiedener Art in der Puppenkutikula ausgeschieden. Einige solche Fälle sollen unten besprochen werden. Denken wir zuerst an die Puppen einiger Pieriiden! *Pieris brassicae* weist eine Puppe auf mit einem in mancher Hinsicht als larval zu bezeichnenden Farbenmuster. Wie bei den übrigen Arten dieses Genus ist die Lage der Seitenlinie der Raupe mit der »Seitenleiste» der Puppe übereinstimmend und bei beiden aufwärts durch grössere, bei verschiedenen Ex. allerdings in der Grösse variierenden, schwarzen Makeln markiert. Wie schon VAN BEMMELEN (1913, S. 112) hervorhebt, weist die noch binnen der Raupenkutikula verharrende, aber ziemlich weit entwickelte Puppe am Thorax und Abdomen »eine komplizierte und mehrfarbige Zeichnung» auf, die mit derjenigen der entsprechenden Raupenteile übereinstimmt, wogegen Flügelscheiden, Beine, Antennen, Sauger und Kopf, d. h. die Organe, die neugebildet oder wenigstens stark umgestaltet werden, noch einfarbig grün waren. Dies kann man sehr leicht auch bei der weichen Puppe, nachdem

diese die Raupenkutikula abgestreift hat, feststellen. Die dort vorhandenen larvalen Makeln und Punkte sind nicht schwarz wie bei der Raupe, sondern rötlich (unvollkommenes Pigment!). In den nächsten Stunden wird die pupale Kutikula ausgeschieden, mit dieser werden aber nur einige Elemente der larvalen Zeichnungen, nur ziemlich vereinzelte, meistens nur unbedeutende Pünktchen ausgeschieden. Die larvale Körperzeichnung bleibt bei der Puppe hauptsächlich in der Hypodermis zurück und geht, wie ich bei mehreren älteren Puppen der Art feststellen konnte, bei der Entwicklung der Imago verloren. Sie werden, wie bei den oben (S. 658) genannten Puppen von *Larentia juniperata* eben bei Beginn der Imagoentwicklung rückgebildet, erst in einem ziemlich späten Stadium der ontogenetischen Entwicklung verschwindet das in der Hypodermis der Puppe verharrende larvale Pigment.

Von besonderem Interesse sind aber die nahestehenden Arten *Pieris napi* und *P. rapae*, von denen ich Gelegenheit hatte eine Anzahl Puppen sowie Raupen bei der Verpuppung zu beobachten. Bekanntlich sind die Raupen dieser Arten ziemlich gleichmässig grün gefärbt, durch die durchleuchtende Hämolymphefarbe und das Grüne der Hypodermis; die Kutikula ist, wie dies auch bei *P. brassicae* u. a. der Fall ist, mit sehr feinen schwarzen Stacheln dicht besetzt; die gelblichen Seitenlinien sind nur undeutlich, und eine gelbe Dorsale kann man nur bei *P. napi* ziemlich deutlich feststellen. Kurz gesagt, die grösseren schwarzen Flecke der *P. brassicae*-Raupe sind nicht vorhanden. Bei den Puppen der beiden genannten Arten aber sind schwarze Flecke und Pünktchen, etwa wie bei der grösseren Art, zu finden, zwar bei verschiedenen Individuen in wechselnder Ausprägung, ähnlich wie bei *P. brassicae*. Wie sollen wir dieses Verhalten erklären? Offenbar haben wir es hier mit einem Ausfall eines früheren larvalen Farbenmusters zu tun und zwar bei Arten, deren Raupen jetzt diese ursprünglichere Färbung verloren haben, bei denen aber dieses Farbenmuster der grösseren nahe verwandten Art, sowie mehrerer anderer noch zu finden ist.

Gonepteryx rhamni, welche Art wenigstens in Finnland eine Raupe mit sehr schwachen Zeichnungen aufweist — die grüne Farbe wird durch die Hämolymphe und hypodermale Chlorophyllfarbstoffe her-

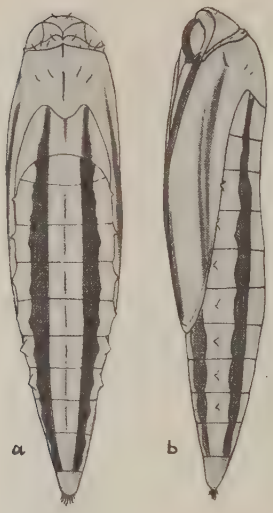


Fig. 27. Plutella maculipennis, Puppe dorsal (a) u. lateral (b) gesehen. »Larvale Längslinien» noch viel deutlicher als gewöhnlich bei der Raupe zu sehen.

vorgerufen, die Seitenlinie ist ein wenig heller, weisslich — weist eine Puppe auf, die von larvaler Färbung ist, aber sehr deutlich auch eine Dorsale, eine deutliche dunkle Längslinie oberhalb der Seitenlinie, in Streifen aufgelöste Subdorsalen, eine ziemlich einheitliche ventrale Längslinie und dazu noch einzelne Punkte in mit den *Pieris*-Puppen übereinstimmender Anordnung zeigt. Diese Zeichnungen sind, wie aus der in Fig. 29 gegebenen Abbildung einer Puppenschale hervorgehen dürfte, in der Chitinschale abgeschieden und sind wohl als frühere Raupenzeichnungen aufzufassen, ähnlich wie bei den Puppen der beiden obengenannten *Pieris napi* und *P. rapae*.

Ein ähnliches, offenbar larvales Chitinfarbenmuster kommt bei mehreren anderen Formen vor. So fand ich bei einigen Puppen des gewöhnlichen Schädlings *Plutella maculipennis*, dessen Raupen ausgewachsen meist nur undeutlich die grundtypischen Längslinien aufweisen, diese als ziemlich deutliche, bisweilen sogar sehr ausgeprägte Längslinien in der Puppenkutikula, wie aus der Abbildung in Fig. 27 a u. b. hervorgeht (vgl. auch die Abb. bei Wladimirsky) vor. Die individuelle Variation dieser Zeichnungen ist sehr gross, bei einigen sind sie sehr ausgeprägt, bei anderen ganz verschwunden (die Gr. XII resp. I Wladimirskys), und zwischen diesen Extremen finden sich alle Abstufungen vor (Gr. XI bis II bei Wladimirsky). Die Art ist besonders interessant, weil sie zu denjenigen Formen gehört, deren Jungraupen teils als Minierer, teils frei an den Blättern leben. Die Tendenz zur Ausbildung des larvalen Pigmentes und in einigen Fällen zu einer gewissen Überpigmentierung ist vorhanden (ähnlich wie bei dem imaginalen Pigmente der *Papilio*-Puppe vgl.

S. 669). Die bei der Raupe nicht mehr stattfindende, ursprüngliche, spezifisch larvale Pigmentierung wird von den Hypodermiszellen erst bei der Verpuppung durchgeführt und dabei wird wohl hauptsächlich dieses Pigment in die Kutikula ausgeschieden. Die Übereinstimmung auch mit den obengenannten *Pieris*-Arten ist auffallend.

Ziemlich deutliche larvale Zeichnungen weisen auch die Puppen der *Lygris*-Arten, sowie einige (ihr wohl systematisch nahestehender?) *Larentia*-Arten (z. B. *silaceata*, *capitata*) auf. Gewisse Elemente der Zeichnungen im pupalen Chitin sind hier jedoch sicher nicht als larval, sondern als pupal oder imaginal zu bezeichnen.

REDUKTION EINIGER DER PUPALEN SONDERMERKMALE.

Wenn man ein grösseres Material von Puppen in bezug auf die oben S. 637–645 genannten pupalen Sondermerkmale durchmustert so kann man feststellen, dass das eine oder andere von diesen vollentwickelt auftritt. Oft stellen systematisch nahestehende Arten, wie es scheint, in Ausbildung und Vervollkommnung eines dieser Merkmale, z. B. des Cremasters, Entwicklungsreihen von steigender Ausbildung dar — eine solche Reihe bilden z. B. gewisse Arten des Genus *Mamestra* (vgl. die Abbildungen Ljungdahls). Bei mehreren Arten aber kann die offenbare Rückbildung eines bestimmten Merkmals festgestellt werden. So findet man bei einigen im Innern von pflanzlichen Stämmen und Stengeln sich verpuppenden Formen eine deutliche mehr oder weniger vollständige Rückbildung des Cremasters; bei *Nonagria typhae* und *N. cannae* (Fig. 2) ist der Cremaster auffallend schwächer entwickelt als bei mehreren anderen Formen, bei *Tapinostola elymi* (Fig. 28 A) kommt überhaupt kein Cremaster mehr vor. Bei Arten, die sich in einer soliden Puppenwiege verpuppen (*Cerura*), kommt auch kein Cremaster vor. Aber auch bei Arten, die sich nicht im Innern der Pflanzen verpuppen, findet man Puppen mit deutlichen Zeichen einer Rückbildung des Cremasters. Dies ist der Fall bei *Hyponomeuta evonymellus;* hier sind von den vier ziemlich langen, bei den Arten *malinellus*, *cognatellus* und *padi* vollständig ausgebildeten

Cremasterborsten nur unbedeutende Rudimente des Basalteils übrig (vgl. Fig. 28 B, C). Bei den kleineren Formen, deren Raupen als Minierer im Innern der Blätter leben, fand ich oft Puppen ohne Cremaster.

Auch konnte ich bei den Puppen der Minierraupen eine Tendenz zur *Rückbildung einer der ausgeprägtesten Puppenmerkmale feststellen*, namentlich die *Verkittung der Puppen*, wodurch die pupae obtectae entstehen. Mehrere der weiter fortgeschrittenen Minierraupen, die ziemlich weit adaptierte Jungraupen aufweisen, werden in eine Puppe von wenig geleimtem Typus umgewandelt, einem Typus, der den pupa semilibera allerdings sehr nahe steht; *die ursprüngliche Leimung ist sekundär verloren gegangen*. So verhält es sich mit mehreren Arten der Familie *Gracilariidae* und der nahe verwandten *Phyllocnistidae*, die Jungraupen von hochspezialisiertem epidermalem »Sapfeeder»-Typus aufweisen, aber auch in der Familie *Nepticulidae* und bei einigen Formen der Fam. *Lyonetiidae* und *Cemiostomidae* (*Cemiostoma orobi*) ist dies der Fall. Bei wenig fortgeschrittenen Minierern fand ich durchgehends eine ziemlich ausgeprägte pupa obtecta (z. B. *Hyponomeutidae*), die wohl als der Ursprungstypus aufzufassen ist und jedenfalls auch bei *Cemiostoma susinella* und *C. scitella* noch persistiert, nicht aber bei der kleineren Art *C. orobi*.

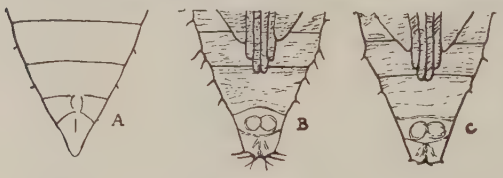


Fig. 28. Hinterende der Puppe von Tapinostola elymi (A), Hyponomeuta malinellus (B) und H. evonymellus (C). Bei der letzten Art sind nur Rudimente der Cremasterhaare (vgl. B.) vorhanden.

Eine *partielle Reduktion in der Ausbildung der pupalen Pigmente* scheint nicht selten unter den Lepidopteren vorzukommen. Wenn man den allmählichen Verlauf dieser Pigmentierung an einer neugebildeten Puppe verfolgt, so kann man beobachten, dass sie regelmässig an bestimmten Punkten beginnt und zwar in der Regel an der Dorsalseite. Bei verschiedenen Formen kommen nur bei vereinzelten

Individuen mehr oder weniger regelmässig Puppen vor, bei denen diese Pigmentierung in einem bestimmten Momente unterbrochen wird und die Puppe somit als fertiggebildet nur teilweise pigmentiert wird. So sind die meisten Puppen von *Phytometra moneta* (Fig. 11) nur an der Dorsalseite pigmentiert, was ich mehrmals selbst feststellen konnte, aber einzelne Puppen von *Ph. gamma, macrogamma, festucae* sind es, wenn auch die individuelle Variation bei diesen Arten sehr gross ist und einige Puppen »normal», d. h. ganz schwarz gefärbt sind. Von *Syngrapha microgamma* hatte ich vor einigen Jahren Gelegenheit ein grösseres Raupenmaterial zu züchten und konnte dabei feststellen, dass die meisten von etwa 60 Puppen ganz mangelhaft pigmentiert waren, und zwar mehrere auch an der Dorsalseite unvollständig (vgl. Fig. 14). Bei vereinzelten Puppen von *Phragmatobia fuliginosa borealis* wurde schwarzes Pigment — das gewöhnlich die Puppe ganz färbt — nur in geringen Flecken am Rücken gebildet und bei *Syllepta ruralis* konnte ich eine unvollständige Ausbildung des Pigmentes bei Exemplaren aus SE-Finnland feststellen, wogegen diejenigen aus SW-Finnland rein schwarze Puppen mit gelben Segmenteinschnitten ausbildeten.[1]) Überhaupt kommen solche unvollständig pigmentierte Puppen garnicht selten vor, sie sind vielleicht bei einigen Formen der normal vorkommende Modus, wie bei *Gracilaria stigmatella*.

Die Puppe von *Stilpnotia salicis* wird bisweilen als mangelhaft pigmentiert beschrieben und abgebildet, dies geht z. B. aus der Abbildung bei Berge hervor. Ich habe selbst niemals solche Stücke aus Finnland gesehen, jedoch eine Puppe, bei der die Warzen nicht wie gewöhnlich schwarz gefärbt sind, sondern bei der im übrigen normal schwarz gefärbten Puppe hellrötlich erscheinen. Mehrere Puppen von *Orgyia antiqua*, sogar grosse Serien aus einem Gelege, fand ich ganz mangelhaft pigmentiert. Schon früher wurde (S. 647) *Laria l nigrum* erwähnt.

Als eine Rückbildung pupaler Merkmale kann wohl auch die *schwächere Ausbildung der Puppenkutikula* angesehen werden, die zu

[1]) Bekantlich können besondere Faktoren, wie abnorme Temperaturverhältnisse oder Nahrungsmangel der Raupe auf die Ausfärbung des Chitins störend einwirken. In den hier angeführten Beispielen kommt offenbar etwas ähnliches jedoch nicht in Frage.

völliger Farblosigkeit derselben führen kann, eine Erscheinung, die gar nicht selten vorkommt. Ich verweise hier nur auf die von mir S. 658 angeführten *Larentia*-Arten, besonders *L. juniperata* — wo die larvale Färbung zu sehen ist — und auf die *Phytometra*-Arten, die einen ungewöhnlich schwach ausgebildeten Puppenpanzer aufweisen. Unter den *Cerostoma*-Arten gibt es Formen mit sehr schwacher Kutikula (so besonders *C. asperellum*, wo sie noch dazu ganz ungefärbt ist). Auch z. B. *Macroglossa stellatarum* weist bekanntlich eine auffallend schwache pupale Chitinisierung auf.

ÜBER IMAGINALE MERKMALE DER PUPPE.

Der Übergang von dem Raupen- zum Puppenstadium ist ein *ausgeprägter Sprung in der ontogenetischen Entwicklung. Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung tritt* an einem bestimmten, bei den verschiedenen Formen jedoch variierenden Zeitpunkt *ein Stillstand in der Ausbildung spezifisch imaginaler Organe ein.* Der *embryonale* Entwicklungsverlauf wird während des Raupenlebens durch den *hauptsächlich larvalen ersetzt*, ein larvales Gleichgewicht tritt am Ende der Embryonalperiode ein, und dauert offenbar während der Raupenperiode ziemlich ungestört fort. Nur bei den Häutungen, die sicher bei den verschiedenen Formen von wechselnder Valenz sind und die wohl auch, mit einander verglichen, bei demselben Individuum nicht gleich ausgeprägt sind, wird dieses Gleichgewicht in gewissem Masse gestört. Bei der Raupe sind bekanntlich die spezifisch imaginalen Flügelanlagen nicht äusserlich sichtbar, bei der Mehrzahl der grösseren Formen jedoch im Innern als deutliche Imaginalscheiben in der Hypodermis zu entdecken. Bei mehreren kleineren Formen der Minierraupen, die als Minierer weiter fortgeschritten sind, fand ich bei den Jungraupen wenigstens keine Imaginalscheiben in der Hypodermis, solche werden erst später, und zwar bei einer bestimmten larvalen Häutung, ausgebildet. Hier scheint es, als ob sich während der Embryonalperiode spezifisch imaginale Anlagen überhaupt nicht entwickeln.

Mit einer gewissen Berechtigung kann man sagen, dass diese *Embryonalentwicklung vor der Verpuppung wieder einsetzt* und nun

speziell die bis jetzt nur wenig ausgebildeten *imaginalen Anlagen umfasst*. Die bei der Raupe vorhandenen Anlagen der Geschlechtsorgane, sowohl die Gonade als äussere Teile derselben — welche letztgenannte bei der Raupe nur schwer zu entdecken sind, entwickeln sich bei der Verpuppung sprunghaft, und bei der Puppe sieht man deutliche Spuren derselben im Chitin. Hierüber macht POULTON in seinen Studien (1889, 1890 Taf. XV—XVI u. XX—XXI) sehr viele Angaben (vgl. auch die Abbildungen der Puppen bei LJUNGDAHL). Mundwerkzeuge und Fühler sowie imaginale Beine können selbstverständlich erst bei der Bildung der Puppe an Stelle der anders gebauten larvalen entsprechenden Organe gebildet werden.

Bei den verschiedenen Formen werden diese imaginalen Anlagen sehr verschieden entwickelt, die »*Tendenz zur Ausbildung imaginaler Eigenschaften*» oder »zur Imagobildung» *bei der Puppenbildung ist verschieden ausgeprägt* und liefert im Äusseren der resp. Puppen Merkmale, die verschieden ausgeprägt, unzweideutig aber imaginaler Natur sind.

Diese spezifisch imaginalen Eigenschaften der Puppe sind vor allem:

1. Die schon oben genannten *morphologischen*, besonders das Vorkommen eines imaginalen *Flügelumrisses* und eines *Adernsystems*, dazu bisweilen Spuren einer Entwicklung der *Flügelschuppen*, eine Entwicklung, die zwar ziemlich bald durch die pupale Chitinisierung unterbrochen wird, jedoch eine mehr oder weniger deutliche *Querskulptur* an den *Flügelscheiden*, aber auch am *Vorderkörper sowie an den übrigen Anhängen* liefert.

2. *Färbungsmuster* besonders an den pupalen Flügelscheiden, die unzweideutig *imaginaler Natur* sind.

Über die *morphologischen Eigenschaften* habe ich zum Teil schon früher (S. 645) gesprochen, besonders von dem Umriss des imaginalen Flügels und verweise hier noch einmal auf die Untersuchungen von POULTON und besonders SÜFFERT (1928). Die Ausbildung eines Adersystems an den pupalen Flügelscheiden ist oft sehr deutlich, aber dieser »Abdruck» ist nicht immer mit dem endgültigen imaginalen in allen Einzelheiten übereinstimmend. Dies ist ziemlich deutlich an

Fig. 29

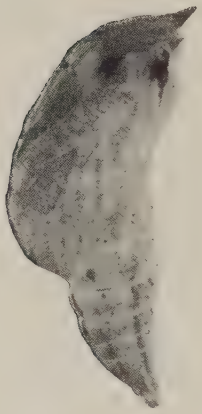


Fig. 29. Puppenschale von Gonepteryx rhamni.

Fig. 30 a

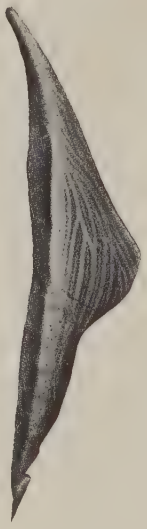


Fig. 30 b

Fig. 30. Puppe von Euchloë cardamines (a) sowie Puppenschale von Vanessa antiopa (b). Nach Süffert.

der überaus interessanten *Euchloë cardamines*-Puppe zu sehen. Süffert widmete der Puppe dieser Art besonderes Interesse. Diese weist, wie aus der von ihm wiedergegebenen Abbildung hervorgeht, eine ziemlich grosse Randzone auf, an der inneren Seite von einer deutlichen Demarkationslinie begrenzt. Der pupale Flügelumriss ist von dem bei dieser Art vorkommenden imaginalen weit verschieden und in eine Spitze ausgezogen. Süffert bemerkt, dass es sich »bei der Ausbildung einer ausgezogenen Flügelspitze am Vorderflügel vermutlich um die Lösung der Aufgabe handelt, den durch die Vortreibung des ventralen Brustteiles gestörten Gesamtumriss auszugleichen.» Die Adern setzen sich bei dieser Art (wenigstens bei einigen der von mir geprüften Individuen, wie auch bei der in Abb. 4 von Süffert (Fig. 30 a) wiedergegebenen, sehr deutlich auf der Rand-

zone fort. Die individuelle Variation ist recht gross; bei einem einzigen Exemplar fand ich nur undeutliche Adern und auch die Demarkationslinie war kaum zu sehen. Ob die Erklärung SÜFFERTS richtig ist, die teils aus den S. 642 angeführten Verhältnissen bei den *Cucullia*-Arten (Teilnahme der Flügelscheiden an der Bildung der Rüsselscheide) veranlasst sind, oder ob phylogenetische Schlüsse aus dem Vorkommen einer ganz verschiedenen pupalen Flügelform bei *E. cardamines* zu ziehen sind, ist schwer zu entscheiden. Allerdings kommt bei systematisch sehr nahe stehenden Arten eine imaginale Flügelform vor, die mit den pupalen bei *E. cardamines* ziemlich grosse Übereinstimmungen zeigt, so bei z. B. *Anthocharis bieti* oder *Midea scolymus* und *M. genutia*, sowie noch bei mehreren exotischen Formen, die sehr merkwürdig geformte Vorderflügel aufweisen. Betr. den Puppenbau dieser und anderer Formen habe ich leider keine Angaben gesehen; nur durchgreifende, auf ein formenreiches Material gestützte Untersuchungen können phylogenetische Schlussfolgerungen ermöglichen.

Fig. 31. Verschieden gefärbte Puppen von Papilio Machaon.

Sowohl bei *Euchloë cardamines* wie bei anderen Formen können kleinere oder grössere Verschiedenheiten zwischen dem pupalen bzw. imaginalen Adernsystem festgestellt werden, ich besitze jedoch bis jetzt darüber nur sehr mangelhafte Beobachtungen, und die Erklärung dieser sehr interessanten Erscheinung muss künftigen Untersuchungen überlassen bleiben.

Einiges über imaginale Zeichnungen sowie über das Vorkommen von Schuppenskulpturen an den Flügelscheiden der Puppen.

Papilio Machaon L. weist bekanntlich zweierlei Puppentypen auf. Über das Vorkommen dieses Puppendimorphismus in Finnland hat

E. REUTER schon im Jahre 1891 Angaben geliefert[1]). Teils sind die Puppen, in Finnland die Mehrzahl, von mehr oder weniger rein hellgrüner Farbe ohne Zeichnungen, teils weisen sie ein dunkles, sogar schwarzes Zeichnungsmuster auf weisslichgelbem Grunde auf. Wie aus den Fig. 31 a u. b hervorgeht, sind diese schwarzen Zeichnungen in ihrer Ausdehnung hauptsächlich mit den imaginalen übereinstimmend. Die Pigmentbildung, die offenbar als imaginal zu deuten ist, ist bei diesen Puppen ungewöhnlich weit vorgeschritten, und diese sind, mit den grünen verglichen, als mehr imaginiform zu bezeichnen. Bei vereinzelten kann man eine ungewöhnlich grosse Ausdehnung der schwarzen Zeichnungen an den Flügeln feststellen, die, mit den imaginalen verglichen, als eine deutliche Überpigmentierung gedeutet werden kann.[2])

Wenn man Gelegenheit hat ein grösseres Puppen-Material der *Hyponomeuta*-Arten zu untersuchen, so kann man ziemlich ausgeprägte Differenzen zwischen den verschiedenen Arten feststellen.

H. evonymellus stellt den reinsten pupalen Typus dar, obgleich ein pupaler Charakter, der Cremaster, eben bei dieser Art nur mangelhaft entwickelt ist (vgl. S. 663). An den Flügelscheiden tritt das

---

[1]) REUTER weist auf Mitteilungen über einen gleichen Dimorphismus von SYLVAIN EBRARD in Bull. Ent. Soc. Fr. Sér. IV T. 7. vom Jahre 1867 hin, der glaubt, dass die Farbe der Puppe von der Umgebung abhängig ist, was durch die Zuchtversuche REUTERS nicht bestätigt wurde. — Bei einigen grünen Stücken treten die Längsbänder als etwas dunkler grüngefärbt hervor, ein dunkleres Pigment ist jedoch hier nicht gebildet.

[2]) Bei vielen Repräsentanten der grossen Gruppe *Hymenoptera* kann eine Ausscheidung imaginalen Pigments in gewissen Bezirken des Körpers festgestellt werden. Ich hatte Gelegenheit diesbezügliche Beobachtungen u. a. bei einigen Stücken der an Spinnen parasitierenden Schlupfwespengattung *Polysphincta* zu machen (NORDMAN 1933). Bei der Verpuppung wird imaginales Pigment gebildet, hauptsächlich aber in den Hypodermiszellen bestimmter Körperteile aufgelagert, teilweise jedoch sogar in der Kutikula ausgeschieden. Bei einem einzigen Stück wurde die überaus interessante Beobachtung gemacht, dass imaginales Pigment in den Anlagen der Komplexaugen schon bei der noch fressenden Larve gebildet wird.

Adernnetz kaum hervor, noch weniger deutlich eine Querskulptur in der Kutikula.

H. malinellus kommt *evonymellus* am nächsten und weist nur undeutliche Adern und Querskulpturen auf. Der Cremaster ist wie bei den folgenden Arten ausgebildet und besteht aus vier einfachen ziemlich langen Borsten (Fig. 28).

H. cognatellus weist, wie auch die übrigen Arten, eine ziemlich grosse individuelle Variation auf, aber Puppen mit sehr deutlichem imaginalem Flügelumriss und sehr ausgeprägtem Adernsystem, das mit dem imaginalen sogar in Einzelheiten übereinstimmt, sind nicht selten. Bei vereinzelten Puppen wird sogar in den Anlagen der grössten schwarzen, für die Arten dieser Gruppe des Genus sehr charakteristischen Pünktchen, »Schuppenschöpfen», am Imagoflügel etwas dunkles Pigment gebildet und in die Kutikula abgeschieden, wie aus Fig. 32 hervorgehen dürfte. Diese ohne Zweifel als imaginal zu bezeichnende Pigmentierung der grössten Adernpunkte fand ich bei einem mit erwärmtem Wasser behandelten Stück am deutlichsten. Die Raupe im Verpuppungsstadium wurde mehrmals etwa 1 Min. lang in etwa + 37° C warmes Wasser eingetaucht. Das so behandelte Material, zehn Stück, ist als allzu klein zu betrachten; von diesen sahen jedenfalls alle übrigen ganz wie die nichtbehandelten Puppen aus. Die Querskulptur ist bei den Puppen dieser Art ziemlich ausgeprägt, tritt aber leider nicht auf der in Fig. 32 gegebenen photographischen Aufnahme hervor.

Fig. 32. Chitinscheide des Puppenflügels von Hyponomeuta cognatellus. Imaginaler Flügelumriss, Flügelrippen und einige der schwarzen Punkte sind zu sehen.

H. padi weist ein Adernnetz von variierender Deutlichkeit auf sowie durchgehends eine sehr ausgeprägte Querskulptur. Von grossem Interesse ist bei dieser Art die Ausscheidung des schwarzen Pigments in der Kutikula des Vorderkörpers und seiner Anhänge. Hier wird ziemlich reichliches dunkles Pigment gebildet und in die Kutikula ausgeschieden, während das Abdomen, durch die durchleuchtende gelbe

Hämolymphe schön zitronengelb gefärbt ist. Haben wir es hier mit imaginalem oder pupalem Pigment zu tun? Eine graue Grundfarbe, durch schwarzes Pigment hervorgerufen, tritt bekanntlich bei einigen Arten des Genus (bei *H. vigintipunctatus* von dieser Artengruppe, weiter noch bei z. B. *H. stannellus* und *H. plumbellus*) bei der Imago auf. Wird dasselbe Pigment bei *H. padi* nur bei der Verpuppung gebildet und in die Puppenkutikula ausgeschieden, bei den obengenannten dagegen bei der Imagobildung? Auch soll in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen werden dass eben bei *H. padi* auch rein graue Raupen öfter als bei den übrigen Arten *evonymellus*, *malinellus*, *cognatellus* auftreten. Haben wir hier denselben Pigmentierungsverlauf, eine Bildung von schwarzem Pigment im Raupen-, Puppen- oder Imago-Stadium?

Eine ähnliche Ausscheidung dunklen Pigments konnte ich im vorderen Körperabschnitte der Puppe von *Cemiostoma orobi* (Fig. 33 A)

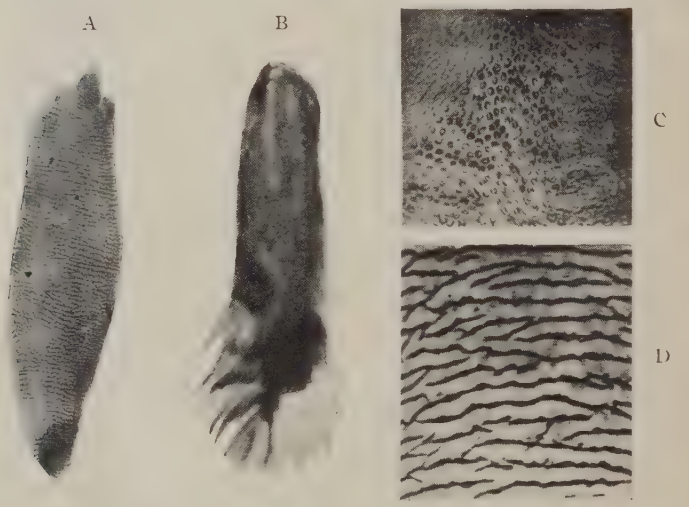


Fig. 33. A. Pupale Flügelscheide von Cemiostoma orobi, die Querskulptur zeigend. B. Imagoflügel derselben Art. C und D. Die Chitinstruktur des Puppenflügels von Cemiostoma scitella (C) und C. orobi (D).

feststellen, und zwar nur bei dieser einzigen Art der Gattung (ausserdem wurden *C. susinella, scitella* und *laburnella* von mir untersucht). Imaginale Querskulpturen am Vorderkörper waren besonders bei *C. orobi* aber auch bei *C. susinella* und *C. laburnella* zu sehen, wogegen *C. scitella* Abdrucke einer wenig fortgeschrittenen Ausbildung aufwies (vgl. die photographischen Aufnahmen, Figg. 33 D. u. C). Auch in diesem Genus finden sich Arten mit dunkleren imaginalen Farben, z. B. *C. scitella*, die übrigen von mir untersuchten weisen eine schneeweisse Grundfarbe auf. Eine ebensolche Tendenz zur Ausbildung imaginaler Schuppenelemente in der Hypodermis der in Ausbildung begriffenen Puppe, die deutliche Spuren als feine Querskulpturen in der Puppenkutikula liefert, scheint bei verschiedenen Arten vorzukommen. Eine solche fand ich und zwar sehr deutlich bei *Zelleria ribesiella* (Nordman 1926 S. 55, Fig. 4) und noch bei vielen anderen Arten. In einem Falle ist diese Entwicklungstendenz mehr, in einer anderen weniger ausgeprägt. So weist *Euspilapteryx ononidis* eine sehr schöne Querskulptur auf, und ausserdem auch eine starke Pigmentbildung am Vorderkörper, der dunkelgrau erscheint, wogegen der Abdominalabschnitt durch die Hämolymphe hell zitronengelb ist, ganz wie bei *Hyponomeuta padi*. *Euspilapteryx* weist allerdings ein sehr stark entwickeltes schwarzes Pigment auch im Imagostadium auf.

Bei den *Puppen* mehrerer Formen treten merkwürdigerweise *an den Flügelscheiden Zeichnungsmuster auf, die an den definitiven Flügeln der Art, bei der Imago, nicht mehr zu finden sind*, jedoch in der Hauptsache mit dem allgemeinen Schema der Flügelzeichnungen zusammenfallen.

Die Puppe von *Aporia crataegi* bietet ein gutes Beispiel hierfür. Wie aus Fig. 34 hervorgeht, finden sich in der Puppenkutikula, sehr schön ausgebildet, nicht nur Dreiecke am Flügelaussenrande, am Ende der Adern, ähnlich wie bei der Imago, sondern auch in einer äusseren Reihe angeordnete Flecke, ein grösserer Diskusfleck als äussere Begrenzung des Diskusfeldes und noch zwei kleinere Querflecke in der Mitte derselben, die sämtlich bei der Imago dieser Art nicht mehr vorkommen (vgl. auch z. B. v. Bemmelen). Die diesbezügliche individuelle Variation ist sehr gross; bei einzelnen Puppen

Fig. 34. Puppe von Aporia crataegi mit ursprünglicheren Imaginalzeichnungen an den Puppenflügeln, die bei der Imago reduziert sind.

fand ich diese Flecke stark verkleinert, nur vereinzelte wiesen auffallend stärkere Zeichnungen auf als die in Fig. 34 abgebildeten. Eine sehr kleine Puppe von *Aporia crategi* (aus einer verhungerten Raupe!) weist besonders viel schwarzes Pigment auf; so sind die Makeln der Flügelscheiden sowie der Seiten des Abdomens sehr vergrössert und z. Teil sogar zusammengeflossen. Offenbar treten hier bei der Puppe an den Flügelscheiden Zeichnungen auf, die im Imagozustande nicht mehr vorkommen, sondern *rückgebildet* sind — innerhalb von mehreren, mehr oder weniger nahestehenden Gattungen aber, in Übereinstimmung mit dem *ursprünglicheren Grundtypus der Flügelzeichnungen* noch vorhanden sind (*Metaporia*, *Cathemia*, *Synchloë*, um nur einige Beispiele zu nennen).

Im Genus *Melitaea* sind die imaginalen Puppenflügelzeichnungen besonders interessant. Einige Arten der »*didyma*-Gruppe» wie *M. cinxia* und *M. phoebe* weisen Puppen von vorwiegend pupallarvaler Farbe auf (Fig. 35 a) und sind in grauen und gelblichen Farbtönen marmoriert, wogegen andere derselben Artengruppe, *M. didyma* und *M. trivia*, von denen ich nur je eine einzige Puppenschale gesehen habe, weiss, schwarz und orange gefleckte Puppen haben (vgl. auch Berge, Rebel, Lampert). Besonders ausgeprägt aber ist diese letzterwähnte Färbung der Puppen bei *M. maturna* und *M. athalia*, die jedoch in mancher Hinsicht Verschiedenheiten aufweisen. Die der ersteren ist viel gestreckter, hat nur wenig ausgeprägte imaginale Umrisse an den Flügelscheiden, die der letzteren ist viel dicker, rundlicher und hat viel stärker ausgeprägte Imagoumrisse an den Flügelscheiden. Beide weisen ziemlich stark rückgebildete Rudimente der larvalen Dornen auf, und die dunke Pigmentierung an der Basis derselben ist bei *M. maturna* von mehr larvaler Tendenz, bei *M.*

athalia mehr pupal; auch der allgemeine Bau der Puppe konnte vielleicht bei jener als mehr larval, bei dieser als mehr pupal (und imaginiform) bezeichnet werden. In betreff der Flügelzeichnungen weisen die Puppen der beiden Arten *von dem respektiven imaginalen Muster ziemlich ausgeprägte Abweichungen* auf, wie aus den Fig. 35 b—c zu ersehen ist. Besonders diejenigen der Puppenflügel von *M. maturna* sind dem Genus ganz fremd und weisen mit den ihnen systema-

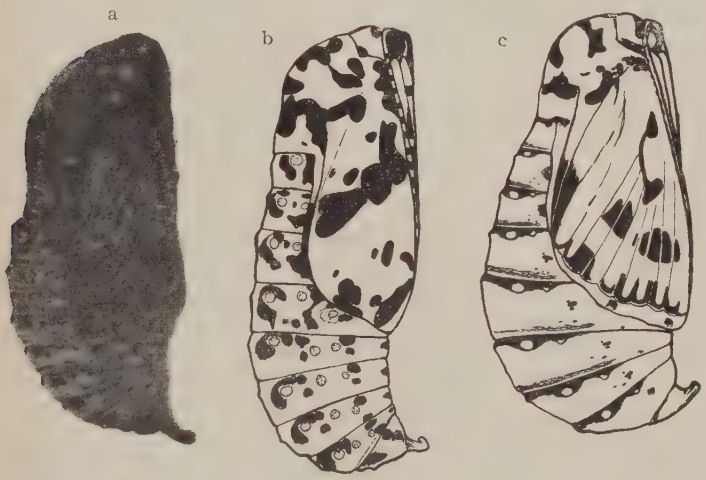


Fig. 35 a—c. Die larval-pupal gefärbte Puppe von Melitaea cinxia (a), die mit »gattungsfremden imaginalen Flügelzeichnungen» versehene Puppe von M. maturna (b) und M. athalia (c). Näheres im Texte.

tisch ziemlich fern stehenden Gattungen vielleicht grössere Übereinstimmungen auf. Hier möge noch erwähnt werden, dass die bei den obengenannten Arten vorkommenden Farben weiss-schwarz-orange innerhalb der Gattung *Melitaea* als Komponente der Imaginalfarben vorkommen und zwar bei den verschieden gefärbten Männchen einiger Arten, wie z. B. *M. cynthia*.

Eine nähere Analyse dieser Erscheinungen ist leider zurzeit unmöglich. Teils ist mein Material der beiden Arten allzu gering, teils

bin ich davon überzeugt, dass nur ausgedehnte Untersuchungen an einem grossen Material und ganz besonders an zahlreichen systematisch einander nahestehenden Formen und ausserdem noch an sogenannten »Subspezies» und »geographischen Rassen» weitere Schlussfolgerungen erlauben.

ÜBER VERPUPPUNGSINSTINKTE — VERPUPPUNGSMODUS EINERSEITS UND PUPPENTYPEN ANDERERSEITS.

Ich habe schon auf den Zusammenhang zwischen abweichenden Verpuppungsinstinkten und äusserer Abweichung des Puppentypus S. 659 hingewiesen und zwar bei den beiden verschiedenen Puppentypen von *Larentia juniperata*. Hier folgen noch einige Bemerkungen. v. Bemmelen hat (1913 S. 113) über die Puppenfärbungen folgende allgemeine Betrachtungen angestellt: »Bei denjenigen Arten, die ihr Puppenleben an verborgenen Stellen fristen, wird die Chitinhaut braun oder schwarz, und demzufolge verschwindet jede Spur eines Farbenmusters», und weiter: »Die einfarbig chitinbraunen Puppen sind in der Spezialisierung weiter vorgeschritten als die mehrfarbig gezeichneten, denn sie haben ihre Zeichnung durch Anpassung an die verborgene Lebensweise nachträglich verloren und sich deshalb weiter von den Stammformen der Schmetterlinge entfernt.» Eine solche Darlegung ist m. E. nicht nötig. Kann man sich nicht während der Phylogenese eine Verschiebung in der Metamorphose gewisser Formen denken, die somit die larvalen resp. imaginalen Merkmale der Puppen aufweisen? Diese Arten vertreten einen Abschnitt mit labiler Metamorphose in der phylogenetischen Entwicklungsreihe. Das Vorkommen eines solchen Puppentypus bei mehr oder weniger vereinzelten Arten oder Artengruppen (z. B. *Larentia variata-obeliscata* oder *L. cognata-juniperata*) innerhalb einer grösseren systematischen Einheit, wo Puppen von ausgeprägtem pupalem Typus (chitingefärbt) in der Regel vorkommen, stützt meines Erachtens eine solche Auffassung. Auch scheint es mir betreffs mehr oder weniger imaginal gefärbter Puppen eine ähnliche Erklärung zu geben, denn auch hier treten oft (siehe S. 674—676

betr. Genus *Melitaea*) pupal(-larval) sowie deutlich imaginal gefärbte Puppen bei systematisch offenbar sehr nahestehenden Arten auf.

Der Modus der Verpuppung der *L. juniperata*-Raupen mit Raupenfarben — in einer sehr mangelhaften Puppenwiege zwischen einigen Nadeln — wäre als das Resultat einer Auflösung der Verpuppungsinstinkte anzusehen, die durch innermetamorphotische Faktoren bedingt sind — die Art als eine mit labiler Metamorphose und daraus bedingten Abänderungen sowohl in »morphologischer als instinktiver Hinsicht» aufzufassen. Wie weit eine solche Betrachtungsweise allgemein verwertet werden kann, ist zurzeit als eine noch offene Frage anzusehen. Ein auf breiter Basis durchgeführtes »Einordnen» der verschiedenen Arten nach »Puppentypus und Verpuppungsmodus» dürfte erst Möglichkeiten zur Beantwortung dieser Fragen darbieten.

FORMEN MIT »STABILER» ODER »LABILER» METAMORPHOSE.

Wie soll man das Auftreten deutlich larvaler Merkmale bei der Puppe erklären, wovon oben einige Beispiele angeführt sind? v. Bemmelen suchte (1928) eine durchlaufende Musterung, eine Einheitlichkeit in sämtlichen Entwicklungsstadien — Raupe, Puppe, Imago — festzustellen und glaubte bei den Sphingiden *Acherontia atropos*, *Protoparce convolvuli*, *Sphinx ligustri* und *Choerocampa celerio* ein prägnantes, einheitliches Färbungsmuster festgestellt zu haben. Bei den Pieriiden, Papilioniden und Nymphaliden, die von ihm schon früher (1913) untersucht worden waren, schrieb er einem solchen zusammengesetzten Färbungsmuster eine phylogenetische Bedeutung zu, »insoweit sie sich aus einem Grundplan herleiten lässt, der nicht nur diesen drei Schmetterlingsfamilien gemeinsam ist, sondern sich auch in dem Farbenmuster ihrer Raupen und Imagines wiederfindet.» Poulton schreibt (1889 S. 193) über »Larval Markings upon the Pupa», welche Zeichnungen unmittelbar nach Abstreifen der Raupenkutikula zu sehen sind: »The persistance of such colours depends upon the fact that the hypodermis cells of larva and pupa are the same; so that any pigment contained in them during larval

life may remain unchanged after the pupal period has begun. Such colours are, of course, concealed in the living pupa by the opaque cuticle.» Er fand solche bei *Sphinx ligustri*, *Acherontia atropos*, *Smerinthus populi* und *S. ocellata*, sowie auffallend deutlich bei *Aglia tau* und fügte die Bemerkung hinzu »that such markings are of very general occurrence.» Er schreibt diesen als Rudimente somit keine grössere Bedeutung zu.

Ich kann mich den Darlegungen v. Bemmelens nicht anschliessen, denn sie wirken in mancher Hinsicht konstruiert. Er hatte einige von der Norm stark abweichende Formen zur Untersuchung und wurde darum verleitet, allgemeine Prinzipien der Metamorphose aufzustellen.

Dagegen bin ich geneigt betreffs der hypodermalen Raupenzeichnungen der Puppe Poulton zuzustimmen. Überhaupt sind wohl auch die von ihm angeführten rudimentären Raupenorgane der Puppen — das Afterhorn der Sphingidenraupen, Reste der »Buckeln» von *Acronycta psi*, die Raupenwarzen der Puppe von *Orgyia antiqua* und *Dasychira pudibunda*, ganz wie auch die von mir S. 646–663 angeführten Beispiele — als »Rudimente» aufzufassen, die bei einigen Formen noch bei der pupalen Häutung, in ganz ähnlicher Weise wie bei der larvalen, ausgebildet werden. Sie *gehören als Raupenmerkmale dem Raupenstadium* an und *können* wohl am ehesten *als Indikatoren eines gestörten Gleichgewichtes aufgefasst* werden, die als von der allgemeinen Norm abweichend sich bei den betreffenden Arten vorfinden. Bemerkt sei jedoch, dass die larvalen Haargebilde und Warzen teils viel stärker entwickelt, teils umgewandelt, bei der Puppe auftreten können, wie z. B. bei den S. 654 behandelten und in Fig. 15 u. 16 abgebildeten Pterophoridenpuppen.

Eine ähnliche Erklärung finden auch die von v. Bemmelen angeführten kutikulären Puppenzeichnungen, die besonders bei den von ihm untersuchten Repräsentanten verschiedener Tagfalterfamilien auftreten. Ich weise auf meine diesbezüglichen Auseinandersetzungen S. 660 hin. Der Grundplan der larvalen Zeichnungen tritt noch in der Kutikula der Puppe auf, und *sonderbarerweise noch bei Arten, wo diese Zeichnungen bei der Raupe schon mehr oder weniger rückge-*

bildet sind (*Pieris napi, P. rapae, Gonepteryx*, siehe Fig. 29). Die Tendenz zur Ausbildung einer bestimmten Raupenzeichnung ist in den Hypodermiszellen noch vorhanden, nur ein Teil dieses Zeichnungsmusters und zwar von variierender Ausdehnung, wird in die Kutikula ausgeschieden (bei einer Art mit persistierender larvaler Zeichnung wie z. B. *P. brassicae*), oder einige Elemente einer *früheren Raupenzeichnung*, die bei der Raupe kaum mehr ausgebildet wird, werden bei der Verpuppung noch ausgebildet und in die Kutikula ausgeschieden (*P. napi, P. rapae, Gonepteryx*).

Meine schon i. J. 1923 begonnenen Untersuchungen über die Metamorphose minierender Schmetterlingsformen, die zugleich besonders auf die inneren Vorgänge Rücksicht nahmen, brachten einige Tatsachen zu Tage, die meines Erachtens auch für das Verständnis der von mir hier behandelten Fragen von besonderer Bedeutung sind.

Wenn man sich mit verschiedenen minierenden Formen beschäftigt, kommt man sehr bald zu der Ansicht, dass *das Minieren und die allmähliche Ausbildung desselben als ein Neuerwerb in der phylogenetischen Entwicklung aufzufassen ist.* Die Sukzession bei der Ausbildung dieser Adaption ist auffallend wie auch die sukzessive Ausbildung mehr oder weniger ausgeprägter Minierraupentypen — man kann die Formen ziemlich leicht in Entwicklungsreihen ordnen. Der Neuerwerb (Miniereradaption — Miniereradaptionsmerkmale) tritt im ersten Raupenstadium auf, und während der phylogenetischen Entwicklung wird sukzessiv immer ein neues — und weiter umgebildetes — »erstes Stadium» ausgebildet. In solchen Entwicklungsreihen bilden die *Nepticula*-Arten (besonders *N. nylandriella*) unter den »Tissuefeeder» (Parenchymfressern), und die *Phyllocnistis*-Arten unter den »Sapfeeder» (Saftschlürfern) die Endpunkte. Die Konsequenzen einer Ausdehnung derselben Betrachtungsweise von den Minierraupen auch auf die übrigen Formen führt ex analogia dazu, dass z. B. die nach Weismann (1875, 1913)[1]) »phylo-

[1]) Er lebte zu einer Zeit, die ganz von dem »biogenetischen Grundgesetze» beherrscht war, ein Gesetz, das ja eine sehr grosse Einwirkung auf Generationen von Forschern ausgeübt hat.

genetisch ältesten Raupenzeichnungen» der Sphingidenraupen, namentlich die *Längslinienzeichnung*, die bei den Jungraupen mehrerer Formen vorkommen, *umgekehrt* als der *»phylogenetische Neuerwerb» zu betrachten wären.* Die Augenzeichnungen (*Deilephila*) sowie die Schrägstriche (*Smerinthus, Sphinx, Protoparce* etc.) der älteren Raupenstadien sind die auch »phylogenetisch älteren».

Mit den oben angeführten übereinstimmende Gedankengänge finden wir besonders bei Jeshikow (1928—1929) in seiner sehr interessanten Studie »Zur Frage über die Entstehung der vollkommenen Verwandlung», jedoch zu allgemeinen Prinzipien für die Holometabola entwickelt. Ich kann hier nicht näher auf diese sehr interessanten Fragen eingehen, sondern nur feststellen, dass die von mir oben beschriebenen Raupencharaktere der Puppen als »nachlaufende (hysterotele) larvale Eigenschaften der Puppen» bezeichnet werden können.[1]) Es sind Arten die sich in ihrer phylogenetischen Entwicklung in einem labilen Stadium ihrer Metamorphose befinden.

Bei den von mir in innermetamorphotischer Hinsicht näher untersuchten minierenden Formen konnte ich sehr auffallende Verschiedenheiten bemerken. Betreffs der Entwicklungsstufe verschiedener innerer Organe — besonders des Nervensystems und des Verdauungskanals — *wiesen einige Arten neugebildete Puppen von larvalem* (nicht konzentriertem, undifferenziertem) *Typus auf* — andere von mehr oder weniger imaginalem Typus[2]). Ebenfalls entwickeln sich einige der von mir oben behandelten Arten betreffs äusserer Merkmale mehr in imaginaler Richtung (Imagoflügelumriss, imaginale Schuppen-

[1]) Eine vorzeitige Bildung pupalen Pigments bei den Raupen kann wohl auch vorausgesetzt werden. So findet vielleicht die Bildung des dunklen Pigments bei gewissen Raupen von *Chaerocampa elpenor* bei dem dritten oder vierten Hautwechsel seine Erklärung. Vgl. Nordman 1932 sowie die Untersuchungen H. Federleys über die Nichtvererbung des Raupendimorphismus von *Chaerocampa elpenor* (Federley 1915—1916).

[2]) Über das Nervensystem und dessen Entwicklung während der Metamorphose minierender Schmetterlingsraupen hatte ich Gelegenheit auf dem »4:de Nordiska Entomologkongressen i Oslo» im Sommer 1933 einen Vortrag zu halten, worüber ein kurzes Referat in der »Norsk Entomologisk Tidskrift» 1934 zu finden ist.

skulpturen und Farben), was auf eine gewisse Labilität deutet, andere mit mehr stabiler Metamorphose weisen überwiegend pupale Merkmale der Puppen auf. So wird bei einigen Arten das Nervensystem bei der Puppenbildung nur wenig konzentriert (von larvalem Typus wie z. B. bei *Hyponomeuta, Zelleria, Cemiostoma, Xanthospilapteryx* u. a.), ein Verhalten, das wohl als Regel angesehen werden kann, bei einigen aber weist das Nervensystem bei der neugebildeten Puppe eine auffallend imaginale Konzentrierung auf (besonders deutlich bei den *Nepticula*-Arten).

EINIGE ALLGEMEINE BEMERKUNGEN ÜBER STABILE UND LABILE TYPEN DER METAMORPHOSE.

Ich möchte zuerst zwei Fragen stellen und zwar folgende:

1. Können wir eine gewisse Korrelation zwischen äusseren und inneren Merkmalen als Zeichen einer Labilität in der Metamorphose feststellen?

2. Treten bei Formen mit solchen Zeichen einer labilen Metamorphose gewisse Begleiterscheinungen auf und — wenn dem so ist — welcher Natur sind sie?

Zur ersten Frage möchte ich besonders vorausschicken, dass wir bis jetzt nur verhältnismässig wenig von diesen Vorgängen wissen, und zwar ist unsere Kenntnis der inneren Metamorphose sehr mangelhaft und nur auf wenige Formen beschränkt. Doch scheint es, als ob in mehreren Fällen diese *Verschiebungen in der äusseren Morphologie auch von innermetamorphotischen begleitet wären.* Besonders scheint mir die erst in der letzten Zeit ernstlich in Angriff genommene Frage des Vorkommens einer »imaginalen Diapause»[1]) auch in diesem Zusammenhang von grösster Bedeutung zu sein (vgl. vor allem Pospjelow (1911). Eine solche kommt bei gewissen von den von Poulton und v. Bemmelen untersuchten Formen vor;

[1]) Auch bei den übrigen Entwicklungsstufen, so während der Embryonalperiode, kommen solche Perioden eines Stillstandes sicher vor, und darüber finden sich auch Angaben in der Literatur.

folgende Arten werden von Popielow angeführt: *Acherontia atropos*, *Protoparce convolvuli*, *Vanessa polychloros*, *io*, *urticae*, *Pyrameis cardui*, *Gonepteryx rhamni*, *Macroglossa stellatarum*, *Agrotis segetum*, *Phlyctaenodes sticticalis*. In gewissem Masse bewirkt nach seinen Untersuchungen erhöhte Temperatur eine Nichtausbildung der Gonaden (einige Individuen von *Aporia crataegi*, *Agrotis segetum*), und weitere klimatische Faktoren scheinen auch von Bedeutung zu sein. Auch im Genus *Pieris* kommt eine verspätete Entwicklung der Ovarien vor. Leider sind aber, wie schon hervorgehoben wurde, unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht noch unvollständig.

In betreff der zweiten Frage können wir feststellen, dass gerade unter den genannten Arten — die teils von Poulton und v. Bemmelen untersucht wurden — sich mehrere typische »Wandertiere» befinden wie die Sphingiden *Acherontia atropos*, *Protoparce convolvuli*, *Sphinx ligustri* (Angaben über Wanderungen nach den Britischen Inseln) und *Choerocampa celerio*, auch die grossen Vanessen sind bekanntlich Wandertiere, von den Pieriden ist jedenfalls *Pieris brassicae* oft als Wanderer beobachtet worden. *Stilpnotia salicis*, welche Art larvale Merkmale der Puppe aufwies (S. 646, 656) ist als Wanderer beobachtet worden, leider weiss ich von der inneren Metamorphose nichts. *Phlyctaenodes sticticalis*, der sehr oft als Schädling, grosse Areale verheerend, in Russland vorkommt, weist eine ausgeprägte »imaginale Diapause» auf und nimmt Massenwanderungen vor, von denen viele Berichte vorliegen.

Gewisse Individuen unter den grossen obenangeführten Sphingidenarten sind somit Wandertiere und durch das Vorkommen einer imaginalen Diapause ausgezeichnet. Sie gelangen auf ihren Wanderungen oft weit ausserhalb des Gebietes ihrer Existenzmöglichkeiten — welcher Unsinn der Natur — und gehen regelmässig zugrunde. Ebenso verhält es sich mit den wandernden *Vanessa atalanta*, *xanthomelas*, *l album*, *Pyrameis cardui* und sicher noch mehreren Arten; während des Sommers wird nur eine einzige Generation erzeugt, oft in weit entfernten Ländern, darauf folgt ein regelmässiges Verschwinden. Innerhalb des Gebietes ihrer Existenzmöglichkeiten dürften jedoch die Wanderungen in verbreitungsbiologischer Hinsicht von grosser Bedeutung sein.

Sehr wenig wissen wir überhaupt bis jetzt von den Verbreitungsmöglichkeiten der verschiedenen Arten. Wir können nur feststellen, dass diese bei einer Art offenbar viel grösser als bei einer anderen sind, die vielleicht systematisch sehr nahe steht. Aber in welchem Masse steht diese Verbreitungsbiologie der Arten in Korrelation mit innermetamorphotischen Vorgängen — Gleichgewichtsverhältnissen — Stabilität bzw. Labilität in der Metamorphose? Darüber können wir nur wenig Sicheres äussern, nur die Vermutung aussprechen, dass eine solche Korrelation existieren dürfte.

LITERATUR

Bemmelen, J. F. van. Die phylogenetische Bedeutung der Puppenzeichnung bei den Rhopaloceren und ihre Beziehungen zu derjenigen der Raupen und Imagines. Verh. d. Deutschen Zoologischen Gesellschaft. (23 Jahresvers.) herausg. von A. Brauer. Berlin 1913.

—»— Verh. Deutsch. Zool. Ges. E. V. (Geschäftssitzung zu Budapest Sept. 1927 u. Jahresvers. zu München Mai 1928) herausg. C. Apstein. Leipzig 1928.

Boas, I. Einige Bemerk. ü. d. Metamorphose der Insekten. Zool. Jahrb. 12, 1899.

Börner, Carl. Die Verwandlungen der Insekten. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin 1919.

Hering, M. A. a. Biologie der Schmetterlinge, Berlin 1926.

—»— b. Die Ökologie der blattminierenden Insektenlarven. Zoologische Bausteine Bd. 1, 2. Berlin 1926.

Jeshikow, J. Zur Frage über die Entstehung der vollkommenen Verwandlung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontogenie der Tiere. 50. Jena 1928/1929.

Ljungdahl, David. (In schwedischer Sprache geschriebene Mitteilungen über dem Bau der Puppen verschiedener Schmetterlingsformen.) Ent. Tidskrift. Stockholm 1914, 1915, 1916, 1918, 1919, 1925, 1929.

—»— Etwas über die Oberflächenskulptur einiger Schmetterlingspuppen. Ent. Tidskrift 38. Stockholm 1917.

Nordman, Adolf Fr. Über die Biologie und Verbreitung von Zelleria ribesiella de Joann. Notulae Entomologicae VI, 1926.

Nordman, Adolf Fr. Über prothethele Ausbildung von schwarzem Puppenpigment in den Flügelanlagen bei der Altraupe von Scoliopteryx libatrix L. Ibid. XII, 1932.

—»— Über die verfrühte Ausbildung von imaginalem Pigment bei der Entwicklung dreier Larven von Polysphincta percontatoria Grav. v. gracilis Hlmgr. (Hym. Ichn.). Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 9, 1932—1933.

— »— Om den inre metamorfosen hos vissa minerande fjärillarver. Förh. vid 4:de Nordiska Entomologmötet i Oslo 3—5 juli 1933. Norsk. Ent. Tidskr. 1934.

—» - Notulae Entomologicae XVI, 1936 (Syllepta ruralis, Puppendimorphismus).

—»— Några synpunkter beträffande fjärilpuppens larvala, pupala och imaginala karaktärer. Nordiska (19. skandinaviska) naturforskarmötet i Helsingfors den 11—15 augusti 1936.

Nordström, Frithiof. Entomologisk Tidskrift, Stockholm. 1916. S. 186. (Larentia obeliscata etc., Puppendimorphismus).

Pospjelow, W. Die Postembryonale Entwicklung und die imaginale Diapause bei den Lepidopteren. Зариски киевскаго общества эстествоиспитателей. T. XXI, 4. Kiev 1911 (russisch, Ref. deutsch).

Povarkoff, E. Essai d'une theorie de la nymphe des insectes holometaboles. Arch. Zool. expér. et génér. 54, 1914.

Poulton, Edward B. The External Morphology of the Lepidopterous Pupa: its Relation to that of the other Stages and tho the Origin and History of Metamorphosis. Parts I—III. 1889. — The Transact. Linn. Soc. of London, Second Ser. Vol. V. Zool. London 1889—1894.

—»— D:o Parts IV & V. 1890.

Rebel, H. Fr. Berges Schmetterlingsbuch etc. 9 Aufl. Stuttgart 1910.

Reuter, Enzio. Ueber den Farbunterschied der Machaon-Puppen. Entomol. Nachrichten 17. Berlin 1891.

Spuler, Arnold. Die Schmetterlinge und Raupen Europas. Stuttgart 1913.

Seitz, Adalbert. Die Grosschmetterlinge der Erde, I. Abt.: Die Grosschmetterlinge des Paläarctischen Faunengebietes Bd. I—IV. Darmstadt.

Süffert, Fritz. Die Ausbildung des imaginalen Flügelschnittes in der Schmetterlingspuppe. Zschr. wiss. Biol. Abt. A. Zschr. f. Morph. u. Ökologie d. Tiere 14. Berlin 1929.

Tutt, J. W. A natural History of the British Lepidoptera (Mehrere Teile).

Fusion zweier Chromosomen als Folge einer Kreuzung.

Von

Harry Federley.

Durch Kreuzungen zwischen verschiedenen Lepidopterenarten ist nachgewiesen, dass die Chromosomenzahl der Gameten des Bastards infolge der herabgesetzten Affinität zwischen den artfremden Chromosomen und der zweimaligen Äquationsteilung der unkonjugierten Chromosomen mehr oder weniger vergrössert ist und sogar die Summe der Chromosomenzahlen der Gameten bei den Elternarten betragen kann. Nur wenn beide Elternarten dieselbe Chromosomenzahl besitzen und die Chromosomen ausserdem normalerweise konjugieren, erhalten die Gameten des Bastards dieselbe Chromosomenzahl wie diejenige der Eltern. *Eine Verminderung der Chromosomenzahl als Folge einer Bastardierung* ist bis jetzt nicht eingehender beschrieben worden. Früher habe ich (Federley, 1932) zwei solche Fälle beiläufig erwähnt, hier möchte ich dieselben etwas ausführlicher behandeln.

I. DICRANURA VINULA L.

Die finnländische Form von *Dicranura vinula* L. unterscheidet sich von der in Mitteleuropa fliegenden dadurch, dass die Flügelschuppen des Männchens stark reduziert sind, und zwar sowohl an Grösse als an Zahl. Die Flügel erscheinen demzufolge in ihrer äusseren Hälfte *zeichnungslos und durchsichtig* (Federley, 1910). Das hiesige Weibchen ist dagegen dem mitteleuropäischen vollständig ähnlich und normal beschuppt. Es war zunächst meine Absicht zu untersuchen, ob sich die beiden geographischen Rassen nur in bezug auf wenige

mendelnde Erbeinheiten unterscheiden, oder, was eher zu erwarten war, ob der Unterschied tiefgehender ist und kaum durch mendelistische Methoden analysiert werden kann. Vor allem war ich jedoch interessiert zu erfahren, wie sich die rassefremden Chromosomen bei dem Bastard betragen würden. Ich hatte nämlich früher in einem ähnlichen Fall feststellen können, dass die Chromosomen zwischen zwei nahe verwandten Rassen so verschieden sein können, dass nur wenige von ihnen miteinander konjugieren und der Bastard demzufolge sehr wenig fertil ist. Damals handelte es sich um eine Kreuzung zwischen der europäischen Form *Smerinthus ocellata* L. und ihrer ostasiatischen Varietät *planus* Wlk., welche einander sehr ähnlich sind (FEDERLEY, 1914). Um die beabsichtigte Kreuzung zwischen den obenerwähnten *Dicranura*-Rassen ausführen zu können verschaffte ich mir eine Anzahl Puppen der mitteleuropäischen Form aus Steinschönau in Nord-Böhmen und kreuzte sodann im Sommer 1914 ein böhmisches Männchen mit einem finnländischen Weibchen.

Was zunächst den Vererbungstypus des *Dicranura*-Bastards betrifft, möge hier nur kurz erwähnt werden, dass das F_1-Männchen intermediär ist und eine sehr *undeutliche Zeichnung* aufweist sowie *halbdurchsichtige Flügel* hat. Werden die F_1-Tiere mit den reinen Eltern rückgekreuzt, erhält man wieder intermediäre Typen. Bei einem so schwer messbaren Merkmal wie der grösseren oder geringeren Durchsichtigkeit der Flügel, bzw. der stärkeren oder schwächeren Entwicklung der Flügelschuppen, schien es mir nicht der Mühe wert die sicher sehr schwierige Mendelanalyse fortzusetzen. Ich begnügte mich also damit festzustellen, dass es sich nicht um einen mono- oder dihybriden Fall handelte, sondern um einen weit komplizierteren, wie man ihn ja oft bei Kreuzungen von geographisch getrennten Rassen festgestellt hat.

Im Jahre 1933 wurde der Kreuzungsversuch wiederholt und zwar dieses Mal mit einem Weibchen aus Finland, Pernå, und einem Männchen aus Schlesien. Das Resultat war dasselbe wie in der oben beschriebenen Kreuzung. Es ist meine Absicht die reziproke Kreuzung, nämlich zwischen einem mitteleuropäischen Weibchen und einem finnländischem Männchen, auszuführen um zu erfahren,

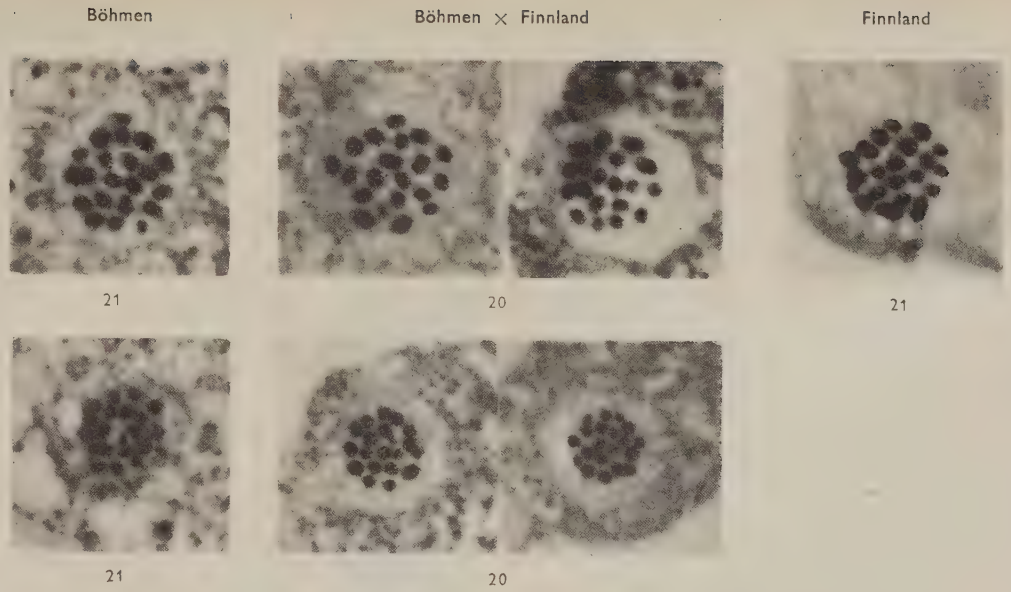


Abb. 1. Metaphaseplatten der ersten und zweiten Reifeteilung aus der Spermatogenese der mitteleuropäischen und der nordischen Rasse von *Dicranura vinula* sowie des Mischlings zwischen einem böhmischen ♀ und einem finnländischen ♂. Die Elternarten haben 21 Chromosomen, der Mischling nur 20.

ob die Geschlechtschromosomen eine Rolle bei der Vererbung des rein männlichen Merkmals spielen — was allerdings nicht leicht ist — da die Männchen in den reziproken Kreuzungen dieselbe Chromosomengarnitur erhalten, während die Weibchen verschieden ausfallen müssen. Bei Digametie im weiblichen Geschlecht wird ja das Y-Chromosom nur in der weiblichen Linie vererbt, während das X-Chromosom des Weibchens immer vom Vater stammt. Es ist darum weit wahrscheinlicher, dass wir es hier mit einem geschlechtskontrollierten Fall zu tun haben.

War also der Versuch, eine mendelistische Analyse der Rassenunterschiede zwischen der mitteleuropäischen und der nordischen *D. vinula* auszuführen, wenig befriedigend ausgefallen, so erwies sich das Verhalten der Chromosomen in der Gametogenese der Mischlinge um so klarer und überraschender. Es zeigte sich nämlich, dass von den Mischlingen die meisten, nicht wie die beiden Elternarten 21 Chromosomen in den Reifeteilungen sowohl der Spermatogenese als der Oogenese aufweisen, sondern nur 20, und dass dieses in der Kreuzung sowohl mit dem böhmischen wie mit dem schlesischen Männchen der Fall ist.

Abb. 1 zeigt uns Platten der ersten und zweiten Reifeteilung der böhmischen und finnländischen Rasse sowie solche des Bastards. Die Platten der reinen Rassen lassen deutlich und klar 21 Chromosomen erkennen, während diejenigen des Bastards nur 20 aufweisen.

Chromosomenzahlen bei der Spermatogenese von finnländischen, böhmischen und finnländischen × böhmischen Individuen von *Dicranura vinula*.

	1. Reifeteilung				2. Reifeteilung				
Chromosomenzahl	19	20	21	22	19	20	21	22	
Finnland, Birkkala		2	19				11		Zahl der Metaphasenplatten
» »			3				12		
Böhmen, Steinschönau			18				43		
♀ Finnland × ♂ Böhmen	1	35				6	6	2	
» »		13					2		
» »		30				37	2		
» »			38				23		

Die Tabelle gibt das Resultat von Chromosomenzählungen in ganz klaren und unzweideutigen Platten der beiden Reifeteilungen in der Spermatogenese wieder. Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, zeigen die zwei Männchen aus Finnland zusammen 22 Platten I mit 21 Chromosomen und nur 2 Platten I mit 20 — beide in demselben Individuum —, während alle 23 Platten II 21 Chromosomen haben. Das böhmische Männchen hat lauter Platten mit 21 Chromosomen, zusammen 61 Stück. Die vier eingehend und systematisch durchmusterten Bastardindividuen erweisen sich als verschieden, indem eines lauter Spermatozyten mit 21 Chromosomen wie die Elternarten aufweist, während die drei übrigen durch die Hauptzahl 20 charakterisiert sind. Eines von diesen hat nur die Zahl 20, allerdings bloss in 15 Platten, ein anderes hat in 67 Zellen 20 Chromosomen und nur in 2 die Zahl 21. Das dritte zeigt die grösste Variationsbreite, indem die Chromosomenzahl zwischen 19 und 22 schwankt. Von den 50 durchmusterten Platten haben immerhin 41 die Zahl 20.

In der Oogenese verhalten sich die Chromosomen, wie gesagt, ebenso wie in der Spermatogenese. Die beiden Elternarten haben in beiden Reifeteilungen 21 Chromosomen, wogegen der Mischling nur 20 besitzt. Abb. 2 zeigt uns zwei Platten aus der zweiten Reifeteilung. Es ist selbstverständlich nicht möglich die Chromosomenverhältnisse der Oogenese einer so eingehenden statistischen Bearbeitung zu unterwerfen, wie es mit denjenigen der Spermatogenese geschah. Dazu ist die Beschaffung und Untersuchung des Materials viel zu mühsam und

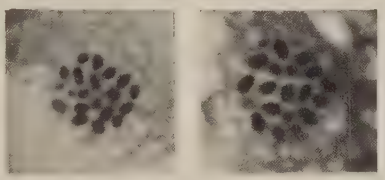


Abb. 2. Metaphaseplatten aus der zweiten Reifeteilung im Ei vom Mischling schlesisches ♀ × finnländisches ♂ von *Dicranura vinula*. Links eine äussere, rechts eine innere Platte aus zwei verschiedenen Eiern. Beide mit 20 Chromosomen. In der äusseren Platte sind 3 Chromosomen (9 Uhr) nur schattenartig angedeutet, weil sie nicht in derselben optischen Ebene wie die übrigen liegen, und in der inneren sind gleichfalls drei Chromosomen (5 und 8 Uhr) aus demselben Grunde undeutlich.

zeitraubend. Ich begnüge mich deshalb damit zunächst nur anzuführen, dass ich z. B. 32 Eier des Mischlings zwischen einem schlesischen Weibchen und einem finnländischen Männchen während der Periode der zweiten Reifeteilung (etwa anderthalb Stunden nach der Eiablage) untersucht habe. In 7 dieser Eier konnte ich in beiden Platten die Chromosomenzahl als exakt 20 feststellen in 5 weiteren Eiern konnte dieselbe Zahl nur in der einen Platte einwandfrei konstatiert werden. Nach meinen Erfahrungen muss dieses Resultat, in 19 Platten von 64 die Chromosomenzahl exakt feststellen zu können, als ganz besonders günstig angesehen werden.

Die Chromosomenzahl der ersten Reifeteilung ist dagegen weit leichter zu untersuchen, denn alle reifen Eier befinden sich in der Metaphase der ersten Reifeteilung, und da die Chromosomen bedeutend grösser sind, macht das Zählen auch geringere Schwierigkeiten. Ich habe auch in zahlreichen Eiern die Zahl 20 gefunden, besitze leider aber keine Platte, die sich zum Photographieren geeignet hätte.

Selbstverständlich wäre es von grossem Interesse die Chromosomenverhältnisse der F_2-Individuen und der Rückkreuzungsbastarde kennen zu lernen. Ich habe mich auch bemüht das Material für eine solche Untersuchung zu beschaffen, was jedoch mit verschiedenen Schwierigkeiten verbunden ist. Erstens überwintern die Puppen meistens zwei bis dreimal und zweitens entwickeln sie sich sehr unregelmässig, so dass man selten gleichzeitig Männchen und Weibchen zu seiner Verfügung hat. Zum Teil liegt das Material schon vor, und ich hoffe es in der nächsten Zeit vervollständigen und die Bearbeitung desselben abschliessen zu können.

II. DEILEPHILA GALII × EUPHORBIAE.

Der zweite von mir untersuchte Fall, in dem eine Kreuzung eine Verminderung der Chromosomenzahl bei dem Bastard hervorgerufen hat, betrifft einen Speziesbastard, nämlich den Mischling zwischen dem Weibchen von *Deilephila galii* Rott. und dem Männchen von *Deilephila euphorbiae* L. Die Weibchen stammten aus Puppen, die ich im Sommer des vorigen Jahres als Raupen in Südfinnland einge-

sammelt hatte, die Männchen dagegen aus Puppen, die aus Schlesien importiert waren. Es gelang mir drei Kopulae zu erhalten, und alle ergaben eine zahlreiche Nachkommenschaft.

Ehe ich die Chromosomenverhältnisse behandle, möchte ich beiläufig zwei Beobachtungen an den Bastarden erwähnen, die für die Lokalisation der Gene in den Chromosomen von Interesse sind.

Die beiden Arten galii und euphorbiae unterscheiden sich von einander u. a. darin, dass *galii braune, euphorbiae dagegen weisse Fühler* hat. Bei dem *Bastard* sind die beiden Geschlechter in bezug auf dieses Merkmal verschieden, indem *alle Männchen hellbraune, alle Weibchen weisse Fühler* besitzen. Es liegt also offenbar ein Fall von »Criss-cross»-Vererbung vor. Der Faktor, der die braune Farbe der galii-Fühler hervorruft, muss also im X-Chromosom lokalisiert sein, denn bei Digametie im weiblichen Geschlecht erhalten die Söhne das eine X-Chromosom vom Vater, das andere von der Mutter. Die Töchter dagegen bekommen ihr einziges X-Chromosom vom Vater. Es ist also klar, dass in dem X-Chromosom von galii ein prävalenter Faktor für braune Farbe der Fühler lokalisiert sein muss, wogegen das X-Chromosom von euphorbiae ein Gen für weisse Fühlerfarbe enthält. Das Bastardmännchen hat also den Faktor für braune Fühlerfarbe nur in dem einen X-Chromosom, ist also heterozygotisch, und zeigt demzufolge das Merkmal abgeschwächt und hat hellbraune Fühler.

Die experimentellen Resultate erlauben uns aber weiter noch ein Gen zu lokalisieren und zwar ein solches von physiologischer Wirkung. Es handelt sich um ein Gen, das die *Entwicklungsgeschwindigkeit* bestimmt. Von den beiden Arten erscheint *galii* als Imago früher im Sommer als *euphorbiae*. Bei den Puppen von *galii* kommt es auch häufiger vor, dass die Imagines sich ohne vorherige Überwinterung entwickeln. Es ist nun von grossem Interesse, dass unter den Bastarden die Entwicklungszeit der beiden Geschlechter eine ganz verschiedene ist. Die Weibchen, die das *galii*-Y-Chromosom und ein X-Chromosom von *euphorbiae* erhalten haben, erscheinen weit früher als die Männchen die ein X-Chromosom von beiden Eltern bekommen haben. Es ist also klar, dass das Y-Chromosom vom *galii* entwicklungsbeschleunigende Gene enthalten muss.

Von den Puppen des Bastards überwinterte nur ein ganz geringer Prozentsatz. Es waren lauter Männchen, und diese entwickelten sich im folgenden Sommer so langsam, dass sie die Falter erst im Spätsommer, Ende August, ergaben. Rückkreuzungsversuche waren hierdurch ausgeschlossen.

Die Chromosomenverhältnisse von *galii* und *euphorbiae* kenne ich leider nicht aus persönlicher Erfahrung, da ich das spärliche Material in erster Linie für die Kreuzungsversuche verwenden wollte. Die Spermatogenese findet erst spät im Frühling in der Puppe statt. Die Zeit der Reifeteilungen scheint überhaupt sehr unregelmässig zu sein. Zwei von mir Anfang Juni getöte Puppen von *galii* enthielten noch keine Reifeteilungen. Nach den Untersuchungen von Bytinski-Salz beträgt die haploide Chromosomenzahl von sowohl *galii* als *euphorbiae* 29, eine Zahl, die bei den Sphingiden überhaupt sehr häufig ist.

Von den Bastard-Individuen habe ich fünf Testes aus den drei Kreuzungen in bezug auf die Spermatogenese untersucht. Die gefundenen Chromosomenzahlen gehen aus der folgenden Tabelle und Abb. 3 hervor.

Abb. 3 zeigt uns die drei häufigsten Typen von Spermatozytenplatten der ersten Reifeteilung mit bzw. 27, 28 und 29 Chromosomen. Aus der Tabelle wieder geht hervor, dass vier der Bastarde dieselbe Chromosomenzahl wie die Eltern, nämlich 29, als die häufigste aufweisen und nur verhältnismässig wenige Spermatozyten mit den nächsten Zahlen, 28 und 30, besitzen. Das Bastardmännchen

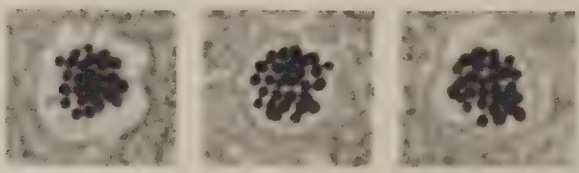


Abb. 3. Metaphaseplatten aus der ersten Reifeteilung der Spermatogenese des Bastards *Deilephtla galii* × *euphorbiae* mit 27, 28 und 29 Chromosomen. Vgl. die Tabelle.

Deilephila galii × euphorbiae

Kreuzung Nr.	Zahl der Chromosomen									Zahl der Metaphaseplatten I
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
2716 A	4	118	11							
2716 B		7	74	12	2					
2717 A		2	18	3	1		2		1	
2717 B		1	14	2	3					
2718		5	26	4						

2716 A bildet dagegen eine Ausnahme, indem die grosse Mehrzahl der gezählten Platten oder 118 Stück die Chromosomenzahl 28 zeigt und nur ganz wenige mit den Nachbarzahlen 27 und 29. Die drei in Abb. 3 wiedergegebenen Platten stammen alle aus dieser Puppe. Es ist also klar, dass wir es in bezug auf dieses Individuum mit einem Parallelfall zu dem soeben bei *Dicranura vinula* beschriebenen zu tun haben und dass sich auch bei dem Bastard 2716 A zwei Chromosomen miteinander vereinigt haben, wodurch die Chromosomenzahl auf 28 herabgesetzt worden ist.

DISKUSSION.

Die beschriebene Erscheinung, dass zwei Chromosomen miteinander eine Verbindung eingehen und zu einem Chromosom verschmelzen, dürfte nicht ohne theoretisches Interesse sein. Vom Standpunkte der reinen Zytologie wäre es interessant die *Spindelfaserverhältnisse* bei den fusionierten Chromosomen kennen zu lernen und diese mit den entsprechenden Verhältnissen bei den autonomen Chromosomen zu vergleichen. Die heute so eifrig studierten *Chiasmata* würden wohl auch in einem solchen verschmolzenen Chromosom ein Verhalten aufweisen, das geeignet wäre Licht auf manche viel diskutierte Fragen zu werfen. Leider sind die Chromosomen der Lepidopteren wenig geeignet solche Fragen ihrer Lösung näher zu bringen. Dazu sind sie viel zu klein und in ihrer Form zu wenig charakteristisch.

Bis jetzt ist es mir auch nicht gelungen die Chromosomenzahl der Blastodermzellen exakt zu bestimmen. Es ist wohl anzunehmen, dass

die somatische Zahl der beiden *Dicranura vinula* Rassen 42 beträgt, aber welches die diploide Chromosomenzahl des Bastards ist, ist bis jetzt ein offenes Rätsel. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass der Bastard dieselbe diploide Zahl wie die Eltern besitzt und dass die Fusion der zwei Chromosomen erst in der Gametogenese stattfindet. Seilers und Haniels bekannte Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse bei *Lymantria monacha* lassen eine solche Vermutung keineswegs unglaublich erscheinen. Hier muss die Entscheidung zukünftigen Untersuchungen überlassen bleiben. Leider sind solche Untersuchungen nicht leicht auszuführen, denn die Bildung des Blastoderms findet innerhalb eines sehr kurzen Zeitraumes statt, und nur bei den Zellteilungen, die der Blastodermbildung vorangehen, lässt sich die Chromosomenzahl exakt feststellen.

Auch für den reinen Genetiker ist die Fusion zweier Chromosomen nicht ohne Interesse. Es ist nämlich nicht unmöglich, dass sie auf den Phänotypus eine gewisse Wirkung ausüben kann. Die sehr eingehenden, von verschiedenen Verfassern unternommenen Untersuchungen an *Drosophila melanogaster* haben gezeigt, dass die Wirkung eines Gens keine absolute und unveränderliche ist, sondern von den Nachbargenen beeinflusst wird. Dies beweisen die Translokationen der Chromosomen, die Inversionen und andere Chromosomenaberrationen (*Positionseffekt*). Es liegt also nichts Unwahrscheinliches in der Annahme, dass eine Fusion zweier Chromosomen den Phänotypus verändern kann, auch wenn der Genbestand unverändert bleibt. Es ist sogar denkbar, dass die verschiedene Chromosomenzahl nahe verwandter Arten genügen könnte die für die bewussten Spezies charakteristischen Merkmale hervorzurufen.

ZITIERTE LITERATUR.

Bytinski-Salz, Hans und Günther, A. 1930. Untersuchungen an Lepidopterenhybriden I. Zeitschr. ind. Abst.- und Vererb.-lehre 53.

Federley, Harry. 1910. *Dicranura vinula* L. und ihre nordischen Rassen. Acta Soc. pro Fauna et Fl. Fenn. 33, N:o 9.

—»— 1914. Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandl. 56, A, N:o 13.

—»— 1932. The Conjugation of the Chromosomes. Proc. of the Sixth Intern. Congr. of Genetics.

Sriler, J. und Haniel, C. B. 1921. Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von Lymantria monacha L. Zeitschr. ind. Abst.- und Vererb.-lehre, 27.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Sämtliche Photographien sind mit dem »Phoku» und dem Objektiv mit 120-maliger Eigenvergrösserung von Zeiss aufgenommen und sodann dreimal vergrössert. Alle Photographien sind unretuschiert.

Studier rörande havsforellen (Salmo trutta L.) i Södra Finland, speciellt på Karelska näset och i Nyland.

Av

Curt Segerstråle.

(Mit deutschem Referat)

Innehållsförteckning.

	Sida
Inledning	696
Undersökningsområdet och däri utfallande åar och bäckar, där havsforellen stiger till lek	698
Data angående havsforellförande bäckar och åar på Karelska näset	699
Data angående havsforellförande åar i Nyland	701
Undersökningsmaterialet	706
Insamling, mätning av längd och vikt	706
Åldersanalys och tillväxtbestämning	707
Tidpunkten för havsforellens uppsteg till lekplatserna	710
Storleken hos den på sensommaren och hösten i vattendragen i Nyland och på Karelska näset uppstigande havsforellen	715
Lekplatser i lektid	719
Åldern hos den till havet utvandrande forellen	722
Ålder och storlek hos forellen i Penttilä bäck sommaren 1935 och hösten 1936	725
Ålder och storlek vid könsmognadens inträdande hos havsforellen	729
Havsforellens föda	734
Jämförelse av havsforellens tillväxt i Nyland och vid Karelska näset med den hos andra havsforellbestånd	736
Deutsches Referat	741
Litteraturförteckning	746

INLEDNING.

Havsforellen (*Salmo trutta* L.), även havslaxöring, grålax och taimen kallad, har ej i Finland varit föremål för några mer ingående undersökningar. I samband med förarbeten till utarbetandet av en ny fiskeristadga för Finland ägnades dock under åren kring sekelskiftet mer uppmärksamhet än förr åt denna laxfisk, som så ofta blivit förblandad med havslaxen (*Salmo salar* L.). Från denna tid stamma även de få inhemska mera detaljerade data om havsforellen, »taimen», i norra Finland, som föreligga i tryckt form, huvudsakligen författade av vår dåvarande frejdade fiskeriinspektör dr Osc. Nordqvist och ingående i Fiskeritidskrift för Finland.

Egentliga tillväxtundersökningar kunde dock härvid ej göras, då kännedom den tiden ännu saknades om möjligheten att bestämma fiskens ålder ur fjällens årsringar. Man har därför i mycket tillsvidare fått lita till utländska undersökningar om havsforellens tillväxtförhållanden, då man försökt bilda sig ett begrepp om, huru denna fisk växte i Finland och huru länge den uppehöll sig i våra bäckar och älvar, innan den gick ut till havs, samt huru länge den därstädes uppehöll sig, innan den åter steg uppför vattendragen till lek.

Bristen på moderna undersökningar rörande denna intressanta fisks livscykel och tillväxtförhållanden har även satt sitt spår i den handboksartade iktyologiska litteratur, som i vårt land utkommit (Sundman, 1883—1893; Mela-Kivirikko, 1909; Walle, 1934).

Föreliggande undersökning avser att i någon mån utfylla luckorna i vår kännedom om havsforellens biologi och förekomst i Finland. Tyvärr har det ej varit möjligt att ägna de olika behandlade frågorna en så grundlig utredning, som önskligt hade varit, då studierna utförts blott som en sidouppgift vid andra fiskeribiologiska undersökningar.

I den övriga Norden har man mer ingående ägnat sig åt studiet av havsforellens biologi. Bland norska undersökningar må nämnas bl. a. Landmarcks (1892), Dahls (1902, 1910), Dannevigs (1914) och Huitfeldt-Kaas' (1927). Av speciell betydelse för utforskningen av havsforellens liv är bland dessa undersökningar Dahls ar-

bete av år 1910, alldenstund han däri påvisade möjligheterna att genom studiet av havsforellens fjäll kunna bestämma denna fisks ålder och tillväxt.

I Sverige utökades och beriktigades delvis Tryboms (1907—1908, 1909) undersökningar över havsforellen och dess tillväxt i svenska vatten, särskilt i Dalälven, genom Roséns (1918) undersökningar »Om havslaxöringen i övre Norrland» och Alms (1919) undersökningar över samma fisk i Mörrumsån i Södra Sverge vid Östersjökusten. Ett värdefullt komplement till dessa studier har dessutom Alms (1929) omfattande »Undersökningar över laxöringen i Vättern och övre Motala ström» utgjort så även Alms år 1936 publicerade meddelanden över hittills gjorda rön vid de systematiskt bedrivna undersökningarna av havsforellstammen i Åfvaån nära Stockholm. Också Hessles (1935) studier över den gotländska havsforellens biologi utgöra ett anmärkningsvärt bidrag till kännedomen om denna fiskart i Östersjö-området.

I Danmark har havsforellen, »havørred» där kallad, varit föremål för fiskeribiologiska undersökningar bl. a. från C. V. Otterströms (1916, 1933, 1935, 1936) och Poulsens (1925 a, 1925 b, 1935) sida såväl vid Jyllands ostkust som vid Bornholm.

Grundligare än någon annan torde dock Nall (se bl. a. 1928 a, 1928 b, 1934, 1935) genom sina forskningar rörande havsforellens tillväxt och vandringar inom olika områden av de skotska kusterna och på Orkney-öarna ha trängt in i denna salmonids levnadshistoria. De omnämnas därför här, ehuru i övrigt blott nordiska unersökningar av mig i denna korta översikt beaktats.

UNDERSÖKNINGSOMRÅDET OCH DÄRI UTFALLANDE ÅAR OCH BÄCKAR, DÄR HAVSFORELLEN STIGER TILL LEK.

De undersökningar över havsforellen, som här publiceras, grunda sig så gott som enbart på studium av denna fisk vid Karelska näsets kust och i Nyland. Det förra området ligger sålunda i östligaste delen av Finska viken, det senare vid norra kusten av denna på var sin

sida om Helsingfors, huvudsakligen mellan Kymmene älv och Hangö udd. Det föreligger rätt så avsevärda olikheter mellan dessa båda områden. Karelska näset har en öppen, till stor del långgrund kust, där sand och ofta grus dominerar såväl i strandzonen som högre uppe i landet. Frånvaron av holmar och öar öster om den stora ögruppen Björkö (Koivisto) och närheten till utflödena från Nevan skapar i denna del av Finska viken förhållanden, som starkt avvika från den nyländska kusten med dess vidsträckta skärgård med tusentals öar, holmar och skär. Medan vattendragen på Karelska näset mynna direkt i öppna havet, ligga å- och bäckmynningarna i Nyland vanligen långt inne i havsvikar, i flere fall tiotals km innanför den yttre skärgårdsgördeln (jmf. bl. a. C. Segerstråle, 1932). I ingetdera fallet avvattna dessa sötvattenutflöden några högland utan huvudsakligen områden, som ligga ca 25—100 m över havet. Nederbörden utgör i dessa områden 600—650 mm per år (jmf. Atlas för Finland, 1925).

Data angående havsforellförande bäckar och åar på Karelska näset.

Största delen av vattendragen på Karelska näset bildas av bäckar av blott några få kms längd och de genomflyta så gott som enbart sand och grusmark, där källsprång talrikt förekomma. Tillskott av starkt humusfärgat vatten från moss- och kärrmarker till dessa klarvattenbäckar förefinnes i större utsträckning blott i få fall. Mörkt humusfärgat är vattnet sålunda bl. a. uti Wammeljoki, det största av de vid kusten utfallande karelska vattendragen (nederbördsområde 648 km² enligt Olin, 1936). De närmast i storlek kommande havsforell förande åarna Inojoki och Lohijoki (bild 1) äro av avsevärt mindre storleksgrad med nederbördsområden mindre än 200 km² (enl. Olin).

Kustlandskapets topografi med en tämligen stark sluttning i strandområdet skapar i dessa småbäckar en massa miniatyrfall och strömma ställen, där havsforellen har en utomordentlig av naturen gynnad möjlighet att förrätta sin lek och gräva »lekgropar» i bottnen av småsten, grus och sand. Även som uppväxtplatser för havsforellungarna äro dessa bäckar utmärkta, då annan fisk så gott som

Bild. 1. Parti av Lohijoki 2. 11. 1936 ung. ½ km från mynningen. Den lilla ån helt överstängd med fiskredskap för fångst av uppgående havsforell. Foto förf.

saknas. Den ofta sterila naturen i omgivningarna verkar dock nedsättande på tillgången på lämplig näring för havsforellungarna och hämmar därigenom den individuella tillväxten.

Anmärkningsvärt är även, att inloppen till de flesta av de karelska kustbäckarna äro belägna i stränder, där sandmassorna i viss mån äro rörliga under vågsvallets inverkan vid starkare vind från S och SV och därav följande högvatten. Bäckmynningarna kunna därigenom blockeras av sandvallar, som tvinga bäcken att ändra sitt utlopp. Förskjutningar av en bäckmynnings läge på flere tiotal meter inom ett dygn äro därvid ej sällsynta. Sandens och strandens art och strömstyrkan i resp. bäck bestämmer då, om utloppet blir djupt och sammanträngt eller om vattnet flyter ut i tunnt lager över sandmassorna.

De karelska kustbäckarna påminna i detta hänseende t. ex. om bäckarna på Bornholm, där inloppen även ofta spärras av sandmassor

(C. V. Otterström, 1936), vilka i avsevärd grad förhindra havsforellens uppsteg till lekplatserna högre upp i bäckarna. Blott vid rikligare nederbörd och högvatten försiggår ett allmänt uppsteg av lekfisk i de till ett drygt 10-tal uppgående egentliga lekbäckarna på Karelska näset öster om Björkö. Lågvatten och ringa nederbörd kunna däremot t. o. m. helt hindra havsforellen att stiga i många bäckar, då inloppen bli för grunda och bäckarna för vattenfattiga för att möjliggöra lekfiskens passage upp till lekplatserna. I en del fall har man då försökt underlätta havsforellernas uppgång genom att upprensa och fördjupa infartsleden, då stigfisken höstetid väntas.

Nedan följer en förteckning över åar och bäckar mellan Rajajoki och Björkö av den storlekskategori, att havsforell i normala fall vid rikligare nederbörd på hösten i dem uppstiger. Därvid har jag även angivit det ungefärliga uppstegets riklighet. Siffrorna grunda sig härvid på av förf. införskaffade upplysningar av lokala kännare. De uppgiva den ungefärliga mängden havsforell, som under de senaste tiderna årligen under normala höstar med normal nederbörd tagits ur dessa vattendrag med olika fångstredskap, »strykning» av fisken med hand, fiske med en skarp stålkrok på ändan av en krokig käpp, skjutning med miniatyrgevär, not, nät, ryssja och mjärdar — huvudsakligen på förbjuden tid. Den vanliga vikten hos dessa fiskar har jag även bifogat.

Data angående havsforellförande åar i Nyland.

De nyländska vattendragen, där havsforell uppgår, äro genomgående längre och i de flesta fall även större än de på Karelska näsets havskust förefintliga åarna. Så gott som samtliga av de större nyländska åarna upprinna på sydsluttningen av den mäktiga vattendelaren, Salpausselkä-åsen, som sträcker sig nästan parallellt med kusten på ett avstånd av ca 50—70 km från denna. Några åar ha dock sina källflöden på sydostsluttningen av Lojo-åsen, en utlöpare av Salpausselkä mot sydväst ändande i Hangöudd, Finlands sydligaste punkt på fastlandet.

Genom att dessa åars källflöden ligga på en höjd av blott ca 70—130 m över havet och deras nederbördsområde huvudsakligen utgöres

TAB. 1. Förteckning över åar och bäckar, mellan Rajajoki och Björkö på Karelska näsets kust samt deras tillgång på havsforell.

N:o	vattendragets namn	socken, där det mynnar	havsforellens ung. vikt i kg		ungefärligt antal havsforeller fångade per år
			medelstorlek	variationsbredd	
1.	Rajajoki	gränsälv mot Ryssland	—	—	intet uppsteg
2.	Puunin oja	Kuokkala	1	½—2	ett 50-tal havsforeller i vardera bäcken, om riklig nederbörd och högvatten
3.	Kostiaisen oja	»	1	½—2	
4.	Myllyoja	Terijoki	2	½—4	ett 100-tal
5.	Hurrinoja	»	2	½—4	» »
6.	Pikk'oja	»	1	½—3	ett 50-tal, om nog vatten i bäcken
7.	Tyrisevän oja	»	2	½—4	ca 200
8.	Wammeljoki (Onkamojoki)	Uusikirkko	3—4	1—8	ca 500—1000
9.	Pikku Wammeljoki	»	1 ½	½—4	ca 200
10.	Inojoki	»	2—3	½—6	ca 500—1000
11.	Jukkolan oja	»	1	½—2	ett 50-tal
12.	Toivolan oja	»	1 ½	½—4	ca 100
13.	Törnioja	Kuolemajärvi	2	½—5	ca 100
14.	Mustaoja	»	1	½—2	ca 25, starkt humusfärgat vatten
15.	Lohijoki	»	2 ½	½—5	ca 300—500
16.	Ahvenjoki	»	—	—	intet uppsteg
17.	Muurilan myllyoja	»	1	½—3	ca 30, kvarndamm ca 75m från stranden
18.	Kello-oja	Koivisto	1	½—2	svagt uppsteg
19.	Humaljoki	»	—	—	intet uppsteg
20.	Penttilän oja (»Lohisin oja»)	»	1	½—3	ca 75—100

av marker, som ligga vida lägre, blir strömstyrkan i dessa nyländska åars nedre lopp relativt svag jämförd med motsvarande förhållanden på Karelska näset med dess brantare strandsluttning. Strömmen i dem är ibland knappast märkbar under torrtid. Även bäckar av den storlekskategori, som på Karelska näset lockar havsforellen till uppsteg före leken, ha därför en så ringa strömstyrka, att de knappast kunna observeras av havsforellen, detta så mycket mer som vid nyländska kusten den vida skärgården framför å- och bäckmynningarna försvårar havsforellernas orientering och blott låter de mäktigaste sötvattensflödena framträda.

Nedan följer en förteckning över de nyländska åar, i vilka man på grund av deras storlek skulle kunna vänta sig, att havsforell skulle uppstiga. Större delen av dem hava som synes något vidare eller obetydligt mindre nederbördsområde än Wammeljoki på Karelska näset med dess 648 km². Bifogade äro även en del anteckningar om havsforellens vanliga storlek i dem och fiskeutbytet, sådant detta framstått genom förfrågningar på olika håll bland lokala kännare. (I tab. 2 äro siffrorna för resp. nederbördsområden (enligt Olin) avrundade till jämna 5- och 10-tal km².)

Samtliga dessa nyländska åar genomflyta distrikt, där leravlagringen varit utpräglad. Uppodlingen av tidigare ängsmarker kring åarna själva och deras tillflöden har därför bidragit till att blotta lerjordarna för nederbörden, sålunda utökande lerhalten i åvattnet. Den vid torrväder sommartid ljusbruna, relativt svagt lerhaltiga vattenmassan i åarna antar därför efter starkare regn en leraktig färgton, vars nyanser bestämmas av humushalten i vattnet och regnets intensitet och varaktighet. Ännu lergrumligare är åvattnet vårtiden efter islossningen.

Detta måste hava inverkat ogynnsamt på havsforellens existensvillkor, främst dess fortplantning. Ännu ogynnsammare ha dock säkert alla de fördämningar verkat, vilka redan i gamla tider uppförts, dels som dammar för kvarndrift och sågar, dels i nyare tid för elektrisk kraftutvinning i de nyländska åarna och deras tillflöden. I de flesta fall ha de avstängt hela vattenfåran och ofta varit såpass höga, att havsforellen ej kunnat passera dem, då fisktrappor saknats. På så sätt har småningom under århundradenas lopp havsforellens väg

TAB. 2. Förteckning över de åar i Nyland mellan Kymmene älv och Ekenäs i vilka havsforell kan tänkas uppstiga samt data över resp. nederbördsområdens storlek och havsforellens förekomst i resp. vattendrag.

N:o vattendragets namn	plats, där det mynnar	nederbördsområde km²	havsforellens ung. vikt i kg		anm. om uppsteg o. fördämningar m. m.
			medelvikt	variationsbredd	
1. Tessjö å	Kulla fjärd	520	—	—	havsforell saknas
2. Lovisa å	Lovisa vik	< 200	—	—	havsforell saknas
3. Forsby å	Stor-Pernå-vik vid Forsby såg	890	—	—	fångats enstaka havsforeller; Forsby damm vid åmynningen för hög
4. Illby å	Lill-Pernå-vik	290	—	—	enstaka havsforeller ha passerat Illby sågdamm 8 km från mynningen norrut
5. Borgå å	Borgå fjärd vid Borgå stad	1265	3—4	1—8	fångst av några tiotal havsforeller per år
6. Svartså (Mäntsälä å)	Svartbäck fjärd	785	3—4	1—7	fångst av flere tiotal havsforeller per år
7. Sibbo å	Sibbo vik	235	—	—	havsforell saknas
8. Vanda å	Gammelstads vik invid Helsingfors	1685	3—4	1—8	fångst av några tiotal havsforeller per år
9. Esbo å	Esbo vik	< 200	—	—	fångats enstaka havsforeller
10. Sjundeå	Pickala vik	465	3—4	1—8	fångats några tiotal havsforeller per år
11. Degerby å	Kaller fjärd	< 200	3—4	1—7	fångst av ett tiotal havsforeller per år

till gynnsamma lekplatser högre upp i landet spärrats och likaså det område starkt sammanträngts, där dess yngel kunnat växa upp under gynnsamma betingelser. Längre än 6—15 km upp mot inlandet kan sålunda havsforellen i allmänhet ej mera tränga och stänges dess väg i många fall redan långt tidigare av dammbyggnader.

Som bevis därpå kan nämnas, att havsforellen, som ännu på 1400-talet enligt gamla urkunder angives hava stigit uppför Forsby å, efter järnbrukets uppförande på 1680-talet vid Forsby invid åmynningen och dammbyggnadens höjande i samband därmed definitivt avstängdes från uppgång i nämnda å. I Borgå å stängde förr kvarndammen och sedermera dammen för elektricitetsverket vid Strömsberg ca 8 km från åmynningen havsforellens väg, tvingande fisken att gå upp för den smala Lill-ån nedanom forsen, tills huvuduppsteget även på detta håll ca 6 km mera inåt land spärras av en kvarndamm. I Svartså stiger havsforellen förbi de nedre forsarna vid Labbas och Tjusterby och nå åtminstone enstaka exemplar ända upp till Lövkoski forsar ca 16 km från åmynningen. I Vanda å, där det på 1300-talet (Dahlin 1765, s. 431) fanns ett kronofiske vid Helsinge-fors, — invid den plats där staden Helsingfors ursprungligen låg vid Vanda ås mynning på Forsön, och såsom stadsvapen den tiden hade en laxstjärt — är vägen även stängd för havsforellen ca 12 km från åmynningen såväl i huvudån vid Kvarnbacka som i den viktigaste biån vid Dickursby. Vid dess mynning fångades dock enligt O. Nordqvist (1892, s. 13) under en del år på 1880—1890-talet ett par hundra havsforeller. I Esbo å är huvudfåran stängd av dammen vid Esbo gård ca 2 km från åmynningen, men i det östra och viktigaste tillflödet till huvudån och inmynnande nedanom Esbo gård, stiger havsforellen ca 4 km längre in mot land till Gumböle damm. Sjundby å är överstängd medels en låg damm vid Sjundby Gård ca 8 km från åmynningen, men havsforellen går över denna damm ca 7 km vidare uppför ån till Kurkis fors. I Degerby å spärras havsforellens väg av dammen vid Ingarskila ca 10 km från åmynningen.

Som av det ovansagda framgår, är havsforellens fria uppstigande i de nyländska åarna genom människans ingripande starkt begränsat. Men där ännu drägliga lekplatser finnas uppnåeliga för havsforellen

och ett nytt släkte sålunda kan växa upp, ha dess ungar i närliggande vattendrag till följd av de bördiga omgivningarna en avsevärt rikhaltigare tillgång på tjänlig föda än i de karelska karga kustbäckarna och växa därför snabbare. Uppsteget i de nyländska åarna av havsforell är dock numera ej närmelsevis lika stort som i de karelska. Huru förhållandena förr vid en dylik jämnnförelse gestaltat sig, innan människan ingrep genom att spärra uppfarten för fisken i de nyländska åarna och började odla upp kringliggande marker i stor skala, undandrager sig numera vårt bedömande. Dock är jag böjd för att tro, att havsforell allt ännu stiger upp för de nyländska åarna i proportionsvis större skala än man i allmänhet tror och man kunde sluta av uppgifterna i tab. 2. Kontrollen över den uppstigande havsforellens antal är ju avsevärt svårare att genomföra i de grumliga, relativt stora nyländska åarna än i de små bäckarna och åarna med klart vatten på Karelska näset, där så gott som var enda havsforell kan bortplockas av fiskarna, dels genom överstängande av bäckfåran med ryssjor och mjärdar (bild 1), dels genom fiske nattetid med lykta och »käppkrok».

UNDERSÖKNINGSMATERIALET.

Insamling, mätning av längd och vikt.

Det material, som stått mig till buds för de direkta undersökningarna rörande ålder och tillväxt samt för bestämning av lekmognadsstadiet är ej stort. Det omfattar blott 97 fiskar, därav 73 från Karelska näsets kusttrakter, 22 från Nylands och 2 från Åbolands skärgård. Okulärt har jag dock under årens lopp såväl i min hemstad Borgå under ungdomsåren samt senare i Helsingfors granskat åtskilliga havsforeller, vilka utbjudits på fisktorget. Under samvaron med fiskare både i skärgården och vid forsar i några nyländska åar ha dessutom under årens lopp anteckningar rörande lokala iakttagelser om havsforellen kunnat göras, vilka nu i samband med bearbetningen av det 1935 och 1936 på Karelska näset insamlade materialet kommit väl till pass. En del statistiska data rörande »laxfångsten» i de nyländska åarna har jag dessutom funnit vid genomgång av privata och offentliga arkiv.

55 av undersökningsfiskarna från Karelska näset äro unga exemplar, ännu i bäckforellstadium. De stamma från samma bäck, »Penttilän

oja», även kallad »Lohisin oja» (d. v. s. »den laxrikaste bäcken» på svenska), belägen ca 5 km O om Koivisto (Björkö) köping. 45 togos under en tillfällig semestervistelse i dessa trakter av mig på mete i slutet av juli 1935 på ett avstånd av ca ½—1 ½ km från havet, resten den 29 okt. 1936.

De återstående, 18 havsforeller från karelska kustvatten, äro dels sådana, som tagits med vinternot och storryssja utanför kusten mellan Ino udde och Muurila, dels lekfisk, som i slutet av oktober 1936 steg upp i Muurila kvarnbäck och bäcken vid Penttilä. Vikten varierar mellan 270 och 1.325 g (den sistnämnda fisken en hona med rommen avlägsnad) och längden mellan 29.7 och 54.2 cm.

Det nyländska och åboländska materialet omfattar främst havsforell, som på senhösten och under förvintern tagits främst med »stötnät» ute vid klackarna och grunden i yttre skärgården under åren 1933—1936. Även en del exemplar, som fångats på krok vintertid under is vid fisket efter gädda och lake med levande bete, ha av mig undersökts. Vikten har varierat mellan 800 g och 4.6 kg, längden mellan 44 och 76 cm.

Den i tabeller och text angivna längden anger densamma mätt från nosspetsen till ändan av de mellersta stjärtfenstrålarna (l_b), icke längden med i fiskens längdaxel uträtad stjärtfena (l_c), ej heller längden mätt till det ställe, där fjällen kaudalt upphöra på stjärtroten (l_a), vilket mått jag använt som grundmått i tidigare arbeten (jmf. C. Segerstråle, 1933). Längden är mätt med fiskens kropp utsträckt på plant underlag. I generaltabellen (tab. 13) anges dock för att möjliggöra jämförelser längderna för l_a, l_b, l_c och l_o för ett antal havsforeller från Karelska näset och dessutom för några få från Nyland. Noggrannheten vid måttens angivande beträffande de karelska havsforellerna är större än för de nyländska. Felen torde sällan överstiga 1 mm för de förstnämnda och 5 mm för de sistnämnda. Huvudets längd, l_o, är dock angiven med 1 mms noggrannhet för materialet från Nyland.

Vid uppvägningen av materialet för undersökningarna ha som vanligt närmevärden för fiskens vikt uppgivits. Felen understiga 50 g för fisk vägande över 1 kg, 25 g för fisk mellan 1 kg och 500 g och 15 g för fisk mellan 500 och 200 g.

Åldersanalys och tillväxtbestämning.

Vid studiet av havsforellens tillväxt har jag så gott som uteslutande betjänat mig av fjällen. Själva åldersanalysen har icke alltid

Bild 2. Fjäll visande typisk svag tillväxt hos havsforellen under de båda »bäckåren» och snabb sådan under de därpåföljande tvenne »havsåren». Fisken fångad 27. 11. 1936 vid Kjevsalö i östnyländska skärgården. Vikt 2.1 kg, längd (l_b) 56 cm. Först. ca 20×. Foto förf.

varit lätt. Mesta mödan har vanligen fastställandet av 1:sta årsgränsens läge vållat, då förekomsten av sekundärfjäll med senare anlagt fjällcentrum är synnerligen vanlig hos havsforellen och därför försvårar avläsandet av åldern under bäcktiden. Ger man icke noggrant akt på, att fjäll med den ursprungliga initialplattan och däromkring liggande striering användas för åldersbestämningen, kan det lätt hända att man gör långsamt växande former ett år yngre än de äro och sålunda även förkortar bäcktiden med ett år.

Fjällen, som av mig använts vid åldersbestämningen, ha varit »normalfjäll», tagna kring sidolinjen rakt ovanför bukfenens bas (jmf. C. Segerstråle, 1933). Jag har sålunda hållit mig till de tidigt anlagda fjällen. De av Dahl (1910) och Alm (1919) lämnade uppgifterna om strieringen i fjäll särskilt av unga havsforeller ha av mig

beaktats, så även fotografiska avbildningar av fjäll, som ingå bl. a. i NALLS (1928 a, 1928 b, 1934) och JÄRVIS & MENZIES' (1936) arbeten.

Beträffandet fixeringen av gränserna mellan de olika årens tillväxtbälten har jag ofta funnit dem skarpast markerade i trakten av de postero-laterala axlarna (jmf. C. SEGERSTRÅLE, 1933) hos havsforell, som ännu icke lekt. Jag hänvisar i övrigt till den fjällfotografi, som bifogas, och där den täta strieringen i fjällen vid den långsamma tillväxten under bäcktiden, »bäckforellstadiet», tydligt sticker av från den glesare strieringen under havstiden, då tillväxten är snabb (bild 2).

Några direkta tillväxtbestämningar enligt DAHL-LEAS kända proportionella mätningsmetod har jag icke i detta arbete gjort, då jag har för avsikt att underställa även havsforellens fjäll en kritisk granskning beträffande förhållandet mellan fjällradiens längd, mätt i oral riktning, och fiskens kroppslängd hos olika stora fiskar på samma sätt som för några andra fiskarter redan gjorts (C. SEGERSTRÅLE, 1933). En del förhandsundersökningar och data ur andra forskares verk över den beräknade längden för de unga havsforellerna göra det sannolikt, att även havsforellens fjäll i oral riktning till en början växter snabbare än fiskens kroppslängd och därigenom förorsakar för små beräknade längder för de första åldersgrupperna vid avläsningen av resp. längder ur äldre fiskars fjäll. Belägg för detta påstående erhålles bl. a. vid genomgång av de av ROSÉN (1918) beräknade värdena för längden hos havslaxöringen i Norrland vid avslutningen av första årets tillväxtperiod. Han finner nämligen härvid under användning av DAHL-LEAS proportionella mätningsmetod i en del fall så små längder för den 1-åriga havsforellen, att denna vid resp. längd alls ännu icke kan hava några fjäll (jmf. DAHL, 1910, HESSLE, 1935), än mindre uppvisa ett antal strior kring fjällets initialplatta innanför den 1:sta årsgränsen. Tillväxtbestämningsmetodiken är sålunda i behov av en viss komplettering även beträffande havsforellen.

TIDPUNKTEN FÖR HAVSFORELLENS UPPSTEG TILL LEKPLATSERNA.

Uppgifterna om tiden för havsforellens, »taimens» uppsteg till lekplatserna i vattendrag i Finland äro synnerligen sparsamma. Lapplandskännaren Fellman (1906, s. 118) nämner om att den egentliga tiden för taimens uppgående i Tana-älv — alltså från Tanafjord vid Norra Ishavet — inträffar mellan den 25 juli och 6 augusti. O. Nordqvist (1902, s. 51), anger i sin handbok i fiskerihushållning att taimen stiger upp från havet i älvarna »mest under sensommaren och hösten».

Tack vare Roséns (1918) undersökningar av havsforellen i Norrland och därvid även i Torne älv, gränsälven mot Finland, kunna vi dock få en del mer specificerade uppgifter för en annan älv från Nordfinland (tab. 3). Själv säger Rosén med stöd av de data, som han återger i sin tabell, och vilka hänföra sig till statistiska fångstuppgifter från kronofiskerier, att havslaxöringen börjar gå upp för Torne älv åtminstone i juni, men att största delen är på uppgående under september, samt vidare att som regel den största laxöringen kommer först, den minsta sist.

Den i Torne älv och i övriga älvar i Norrbotten och Västerbotten av Rosén (l. c.) undersökta havsforellen, som under sommarmånaderna och september stiger upp i älvarna, är dock till stor del fisk, som ännu icke är könsmogen. Troligen alla, som gå upp så sent som i sept. äro ej lekmogna, säger Rosén. Huvuduppsteget av de fullvuxna havsforellerna skulle sålunda i Torne älv och av allt att döma i de nordfinska och nordsvenska älvarna ske i augusti månad, i mindre skala under en del år redan i juni och juli. Även Tryboms (1907—1908) undersökningar över havslaxöringen i Dalälven i mellersta Sverige och Alms (1919) studier över samma fisk i Mörrumsån i södra Sverige vid Östersjökusten visa, att bland höstfisken också talrika mindre, icke könsmogna havsforeller uppträda i fångsterna. Ingen av havsforellerna under 2 kg, som av Trybom undersökts, är sålunda betecknad som bärande lekdräkt, utan samtliga ha fått epitetet »blank».

En uppfattning om tiden för havsforellens uppsteg i södra Finlands östligaste kustområde får man av en kort skildring av fiskeförhål-

TAB. 3. Antalet fångade havsforeller och deras medelvikt i kronofisken i Torne älv under olika månader åren 1908—1912. (Utdrag ur Roséns, 1918, tabell.)

fångstår	juni			juli			augusti			september		
	antal st.	vikt i kg		antal st.	vikt i kg		antal st.	vikt i kg		antal st.	vikt i kg	
		total-	medel-		total-	medel-		total-	medel-		total-	medel-
1908	—	—	—	—	—	—	15	41.5	2.8	2.036	1.860.7	0.9
1909	5	23	4.6	6	18	3	53	186	3.5	1.034	1.155	1.1
1910	2	7	3.5	—	—	—	26	102.5	3.9	857	1.118.5	1.3
1911	—	—	—	—	—	—	16	58	3.6	731	952	1.3
1912	—	—	—	—	—	—	33	146	4.4	1.610	1.503	0.9
Sma	7			6			143			6.268		

landena på Karelska näset i Kuolemajärvi socken, skriven av signaturen E. P.(ärssinen) 1906 i Fiskeritidskrift för Finland. Han nämner där i förbigående, att »laxen» — traktens finska benämning »lohi» motsvarar här havsforell på svenska — uppstiger i Lohijoki (se s. 702) vid Michaeli-tiden, alltså vid månadsskiftet september—oktober (Mikaelsdagen den 29 sept. enligt nutida almanacka).

Långt bättre äro vi orienterade angående tidpunkten för havsforellens uppsteg -- och variationerna häri under olika år — i södra Finlands nyländska avsnitt tack vare de data, som kunna sammanställas ur godsägaren Tomas Adlercreutz' anteckningar över »laxfisket» på Sjundby Gård under åren 1858—1885. Med tillåtelse av dennes dotterson, godsförvaltaren Henrik Lindeberg på Sjundby Gård, har jag utnyttjat dessa i Sjundby Gårds arkiv befintliga data och uppställt följande tabell över fångsten av havsforell vid Sjundby fors under de skilda månaderna olika år.

Tabellen anger tydligt, att den huvudsakliga fångsten av havsforell vid Sjundby och synbarligen även huvuduppsteget i Sjundeå förbi Sjundby fors försiggår under augusti, september och oktober. Särskilt livligt synes havsforellen stiga förbi denna plats i Sjundby å under de 10 första dagarna av oktober, i det att så gott som hela oktoberfångsten (82 % därav) är tagen före den 11 okt. Men variationerna från år till år äro betydande. De sammanhöra med väderleken och särskilt med vattenståndet i ån, påstå gamla med havsforellens förekomst i de nyländska älvarna väl förtrogna personer. Riklig nederbörd och högt vatten både i åar och hav följes av tidigare uppsteg (jmf. Alm, 1936, s. 6), lågvatten och torka av sent uppsteg — ibland t. o. m. uteblivet sådant — förbi den första forsen, om ej nog vatten finnes för havsforellen att passera resp. fors med dammbyggnad. Senaste antecknade fångst vid höstfisket på Sjundby Gård har varit den 19 oktober — år 1859 — den tidigaste den 1 juli — år 1885.

Förfrågningar på olika håll vid platser, som ligga relativt nära åmynningarna, giva betr. övriga åar i Nyland i stort sett liknande resultat. Vid Tjusterby fors i Svartså, ca 5 km från åmynningen, observeras de första havsforellerna hoppa i lugnvattnet nedanför forsen vanligen i medlet av augusti, vissa år först i början av sep-

TAB. 4. Fångsten av havsforell i Sjundby å vid Sjundby fors under åren 1858 –1885 (enligt originala uppgifter i Sjundby Gårds arkiv, sammanställda av förf.).

fångstår	juli	augusti	september	oktober
	antal st.	antal st.	antal st.	antal st.
1858	—	—	4	15
1859	—	—	5	14
1861	—	—	11	—
1862	—	—	1	2
1863	—	9	2	—
1864	1	—	—	—
1865	—	1	1	1
1868	—	31	17	6
1869	—	—	3	—
1871	—	—	14	—
1872	—	7	4	—
1873	—	4	2	—
1874	—	3	2	—
1875	—	—	14	19
1876	—	4	11	—
1879	—	8	1	—
1881	—	—	1	8
1882	—	13	11	—
1883	3	6	—	4
1884	2	—	—	—
1885	2	3	1	3
Sma	8	89	105	72
i %	3	32	38	26

tember. Uppsteget förbi forsen över klippavsatserna — som uppgives ske i flere särskilda språng med ibland timslånga vilopauser — plägar då börja kort efter det havsforellen visat sig på platsen. Ungefär under drygt en månads tid brukar man kunna iakttaga denna vandring förbi Tjusterby fors till lekplatserna högre upp i ån eller i bifloderna. I Vanda å uppges likaså havsforellen vanligen stiga förbi fallet vid åmynningen från och med senare delen av augusti eller från

början av sept. Något år har det hänt att uppsteget här fortsatt ända in i oktober.

Man kan sålunda med fog säga, att havsforellens huvudsakliga uppträdande vid de nedersta forsarna i de nyländska åarna sker under september månad, men att en avsevärd del av stigfisken under vissa år passerar dessa platser redan i augusti, under andra år först i början av oktober.

På Karelska näset synes uppsteget ske något senare även i åar av samma storlek som i Nyland. Dock spelar genom lekbäckarnas på Karelska näset ringa storlek högvatten och nederbörd i allmänhet en större roll vid bestämmandet av tiden för havsforellernas uppsteg till lekplatserna. Vid normalt vattenstånd och ringa nederbörd är en stor del av de mindre karelska kustbäckarna blockerad av sten och sandmassor vid mynningen (jmf. s. 700), vilket hindrar havsforellen att gå upp i resp. bäckar. Uteblir därtill ännu högvatten, så kan det hända, att i en del av dessa bäckar icke en enda havsforell kan uppstiga under hela hösten, utan måste söka sig upp till de större vattendragen eller leka i strandområdet.

Under hösten 1936 kunde sålunda i en stor del av de karelska kustbäckarna inga havsforeller stiga förrän vid stormen och högvattnet den 25—28 oktober, då ett mindre uppsteg kunde iakttagas bl. a. i Penttilä bäck och vid Muurila kvarnbäck. Men då vattnet den 29 på morgonen sjönk, var vägen åter spärrad vid dessa bäckars mynningar. Det låga vattenståndet i september och början av oktober 1936 var synbarligen även en av orsakerna till att under fisket vid mynningen av Wammeljoki ett betydligt större antal havsforeller än vanligt fastnade i bragderna. Antagligen bidrog även detta lågvatten kraftigt till att förekomsten av havsforell i oktober var större än vanligt även vid »Lähdesatama» (»Källhamnen») ca 5 km väster om Ino udde, där inom strandområdet vid öppen havskust flere stora källor utmynna och där ofta lekmogen havsforell anträffats.

Uppsteget i Wammeljoki begynner vanligen i medlet av september. De talrikaste fångsterna utanför åmynningen göras normalt ungefär mellan 25 sept. och 15 okt.; ännu i senare delen av oktober

plägar dock en del havsforeller gå upp i denna å, men ej så sent som i november.

Fiskarena anse, att uppehållet i vattnen vid Wammeljokis mynning kan dröja ända till en vecka, innan havsforellen går vidare uppför ån till högre upp belägna lekplatser. Men en del senare i slutet av okt. anlända fiskar stanna och leka även på grusbankarna på ömse sidor om åmynningen.

Det egentliga uppsteget i de karelska kustbäckarna inträffar sällan före oktober månads ingång och då blott vid starka stormar från S och SW med tyåtföljande högvatten och rikligare nederbörd. Oktober månad är den egentliga uppstigningsmånaden och speciellt senare hälften därav under dagarna före den egentliga leken. I detta hänseende likna havsforellerna i de karelska bäckarna sina gelikar på Gotland (Hessle, 1922, 1935), alldenstund även där uppvandringen i åarna sker först omedelbart före leken, som försiggår i oktober och november. Samma är även fallet i Åfvaån (Alm, 1936), där den huvudsakliga uppgången av havsforell konstaterats ske under förra hälften av november månad, relativt sällan under oktober.

Sammanfattande det ovansagda beträffande tiden för havsforellens uppgång i bäckarna och åarna på Karelska näset kan man sålunda säga, *att havsforellen i de östligaste delarna av Finska vikens kustområde stiger upp för resp. vattendrag ett par veckor senare än i de nyländska åarna, samt att den huvudsakliga uppgångstiden under normala år i de större åarna är ungefär perioden från ca 20 sept. till ca 20 okt., i bäckarna från ca 10 okt. till inemot slutet av denna månad.*

STORLEKEN HOS DEN PÅ SENSOMMAREN OCH HÖSTEN I VATTENDRAGEN I NYLAND OCH PÅ KARELSKA NÄSET UPPSTIGANDE HAVSFORELLEN.

Rosén (1918) påvisar genom sin statistik från i kronofisken Torne älv (tab. 3, s. 711) att till storleken avsevärt olika havslaxöringar uppstiga i juni, juli, augusti och september. Samma förhållanden finner han även i Västerbottens älvar. Han konstaterar dessutom att såväl individer, som skola leka under hösten, som omogna gå upp

för älvarna samt att hans egna iakttagelser samt uppgifter erhållna av fiskeidkare tala för att den laxöring, som skall leka under hösten, går upp tidigare, under det att troligen alla, som gå upp så sent som i sept., ej äro lekmogna. Trybom (1907—1908) finner även att blott en del av alla de av honom undersökta relativt stora havsforellerna höstetid i Dalälven skulle deltagit i leken.

Att de mindre, omogna havsforellerna förekomma mera i älvarnas nedersta lopp kan man även finna av O. Nordqvists (1903) statistik över havsforellfångsten i Ule älv under åren 1879—1901 vid en jämförelse av medelstorleken hos fisken nere vid älvmynningen i Raatti pata och den från Muhos pata ca 35 km högre upp. Jag bifogar som bevis härpå de av mig ur Nordqvists siffermaterial uträknade medelvikterna för havsforellen ur nämnda pator under åren 1891 t. o. m. 1900.

TAB. 5. Medelvikten hos havsforellen i Ule älv i Raatti och Muhos laxpata under åren 1891—1900 (med stöd av O. Nordqvists, 1903, data).

fångst-år	Raatti laxpata			Muhos laxpata		
	antal fiskar st.	total-vikt kg	medel-vikt kg	antal fiskar st.	total-vikt kg	medel-vikt kg
1891	532	1.532.3	2.9	217	954.5	4.4
1892	276	778	2.8	150	501	3.3
1893	290	835.5	2.9	263	891	3.4
1894	393	1.310.5	3.3	163	607	3.7
1895	512	1.571	3.1	150	587.5	3.9
1896	568	1.627.5	2.9	180	584.5	3.2
1897	443	1.382.5	3.1	273	922	3.4
1898	300	761	2.5	250	818	3.3
1899	240	582	2.4	207	611.5	3.0
1900	224	580.5	2.6	229	670	2.9

Medelvikten uppe vid Muhos pata är för havsforellen som synes i runt tal ½ kg högre än vid älvmynningen, vilken konstaterade viktsdifferens stöder det ovansagda.

Att en dylik differens i stort sett fortbestått även under detta sekel, ända tills patorna år 1919 definitivt borttogos, kan man tyd-

ligt avläsa även ur Järvis (1932) siffror över fångsternas storlek i tabell 7, s. 155 i hans arbete.

Med stöd av de i tab. 3 och 5 anförda siffrorna torde man för övrigt kunna angiva medelvikten för de i de norra finska och svenska älvarna till lekplatserna uppstigande havsforellerna vara mellan ca 3 och 4 ½ kg.

Beträffande havsforellen i södra Finland stå mig icke lika utförliga statistiska data till förfogande. De enda mer ingående, vilka jag kunnat komma över, härstamma från Sjundby Gårds arkiv, där godsägare Adlercreutz' av mig redan tidigare omtalade värdefulla anteckningar från tiden 1855—1885 i gårdens journaler förefinnas. Med stöd av dessa data, vilka innehålla även uppgifter om ett stort antal havsforellers individuella vikt, har jag då, med omformande av de originala viktuppgifterna från skålpund till kilogram, uppgjort nedanstående tvenne tabeller (tab. 6 och 7), den ena över medelvikterna, den andra över de individuella vikterna hos havsforellerna i dessa fångster, där fiskarna till stor del uppvägts särskilt för sig och icke flere tillsammans.

TAB. 6. Medelvikten hos havsforell i Sjundby å vid Sjundby fors under åren 1855—1885 samt 1933—1935.

fångst-år	antal fiskar st.	total-vikt kg	medel-vikt kg	fångst-år	antal fiskar st.	total-vikt kg	medel-vikt kg
1855	38	168.1	4.4	1873	6	32.8	5.5
1857	14	67.7	4.8	1874	5	17.3	3.5
1858	19	57.6	3.0	1875	33	99.1	3.0
1859	19	58.4	3.1	1876	15	61.3	4.1
1861	11	58.5	5.3	1879	9	43.6	4.8
1862	3	8.7	2.9	1881	9	31.8	3.5
1863	11	48.4	4.4	1882	24	70.4	2.9
1864	1	5.4	5.4	1883	13	38.5	3.0
1865	3	11.4	3.8	1884	2	7.5	3.8
1868	55	217.2	3.9	1885	9	29.7	3.3
1869	3	3.9	1.3				
1871	14	49.1	3.5	1933	4	9.0	2.3
1872	11	37.2	3.4	1935	10	43.0	4.3

TAB. 7. Havsforellernas individuella vikt i fångsterna vid Sjundby fors under åren 1855—1885.

viktsgrupp kg	antal fiskar st.	viktsgrupp kg	antal fiskar st.	viktsgrupp kg	antal fiskar st.	viktsgrupp kg	antal fiskar st.
1.1—1.5	1	3.6—4.0	17	6.1—6.5	1	8.6— 9.0	5
1.6—2.0	2	4.1—4.5	14	6.6—7.0	6	9.1— 9.5	—
2.1—2.5	19	4.6—5.0	2	7.1—7.5	1	9.6—10.0	—
2.6—3.0	51	5.1—5.5	18	7.6—8.0	—	10.1—10.5	—
3.1—3.5	31	5.6—6.0	5	8.1—8.5	1	10.6—11.0	1

Som synes utgöres största delen av dessa Sjundeå-havsforeller av fiskar mellan 2.1 och 4.5 kg i vikt. Bland dem åter dominera tydligt exemplar, som väga mellan 2.6 och 3.5 kg.

Från Borgå å har jag några data från 1936. Där utgjorde medelvikten ca 4.5 kg för 9 st. nedanför Strömsbergs fors i täta grimnät fastnade havsforeller — 7 hanar och 2 honor, varierande i vikt mellan 1.9 och 7.9 kg. Medelvikten uppe på lekplatserna i »Lillån» nedanom Ilmokaisen koski i Karsby ca 6 km NW från Strömsberg, där »Lillån» utmynnar ett stycke nedanför elektricitetsverket, uppges av lokala sakkännare vara 3—4 kg.

Från Svartså, Vanda å och Degerby å har jag genomgående fått samma uppgifter rörande den normala medelvikten, ca 3—4 kg, hos den till lekplatserna uppstigande havsforellen. Smärre variationer ha dock observerats från år till år och då ungefär av samma omfattning som i tab. 6 för havsforellen i Sjundby å. Gränsen uppåt anges vanligen vara 7—8 kg för enskild fisk.

De största havsforeller, jag hört omtalas från nyländska åar, äro ett på drag i Vanda å för några år sedan (1933?) fångat exemplar på ca 10 kg och en havsforell på 10.8 kg, som togs 1873 vid Sjundby Gård, samt ett vid Ingarskila i Degerby å hösten 1928 i medlet av oktober taget exemplar på 9 kg.

Relativt sällan tagas havsforeller av vikt mellan 1 och 2 kg i de nyländska åarna.

Medelstorleken hos den i de karelska kustbäckarna och åarna höstetid uppstigande havsforellen har jag redan angivit i tab. 1, s. 702. Den varierar i allmänhet för de mindre bäckarna mellan 1 och 2 kg. Blott i åarna Inojoki och Wammeljoki stiga vanligen märkbart större fiskar, vilket synbarligen sammanhör även med större djup i infartsleden.

Jämför man nu medelvikten hos den uppgående havsforell, som tages i Torne älv (juni—aug., tab. 3) och i Ule älv (tab. 5), med den, som fångas i de nyländska åarna och i de på Karelska näset (tab. 1, 2 och 6) i havet utflytande vattendragen, finner man en viss likhet mellan de nyländska och de nämnda nordliga vattendragens havsforellstammar. Tydligt lägre är medelvikten på Karelska näset, om man undantager fisken i Wammeljoki. Den karelska havsforellen visar däremot i allmänhet frändskap beträffande lekfiskens storlek med flere skotska (Nall, 1928, 1934) havsforellstammar samt med dem från Bornholm (Poulsen, 1925) och från Gotland (Hessle, 1935).

Något allmänt uppsteg av icke könsmogen havsforell synes icke äga rum åtminstone i de karelska bäckarna och mindre åarna såsom man i Nord-Finlands och Norrbottens älvar samt i Mörrumsån (Alm, l. c.) samt i en del norska och skotska älvar kunnat iakttaga som en regelbunden företeelse. Ej heller i Åfvaån förekommer enligt Alm (l. c.) uppsteg av icke-lekande havsforell annat än rent undantagsvis.

LEKPLATSER OCH LEKTID.

Stuxberg (1895, s. 547) anger, att havsforellens lektid i Sverge inträffar i de nordliga trakterna tidigare än i de sydliga, i de förra i september och oktober, i de senare i oktober och november. Leken utföres på sådana ställen i strömmarna, där vattnet är grunt, strömmar sakta fram och bottnen utgöres av grus och smärre stenar av hasselnöts- till hönsäggs storlek. Liljeborg (1891) nämner beträffande havsforellens, »grålaxens», val av platser för själva leken, att den går upp i strömmar eller bäckar, som blanklaxen (*Salmo salar*)

försmår och att den därifrån fortsätter upp för ännu smärre bäckar och rännilar, som utmynna i de förra. Även Hessle (1922) nämner om att havsforellen uppstiger till lek i åar och bäckar på Gotland i oktober och november.

Från Finlands nordliga älvar ha vi en uppgift av O. Nordqvist (1898, s. 142) om att havsforellens, »taimens», lekplatser i Torne älv huvudsakligen synas vara belägna uti älvens smärre, av källvatten matade tillflöden med hastigt rinnande vatten, medan dess lek i huvudälven synes vara okänd. Säkra uppgifter om lektiden kunde han ej på sin studiefärd i dessa trakter erhålla, »men torde den inträffa ungefär samtidigt med laxens och forellens, d. v. s. omkring den 1 okt.»

I de nyländska åarna uppgives lektiden i allmänhet vara oktober månad. Under några år har man dock sett havsforeller på lekplatserna redan i slutet av sept., dock utan att med säkerhet kunna angiva, om leken då redan förrättats. (Mig synes det vara antagligt att dessa äro fiskar, som i god tid anlänt till lekplatserna för att därstädes invänta könscellernas definitiva mognad.)

Under kyliga höstar har man funnit havsforeller under lek redan i början av okt., under varma först i senare delen av nämnda månad. Vanligen sker leken mellan 15 och 25 okt. påstår man vid Ingarskila i Degerby. Ännu i förra hälften av november har man dock funnit lekande fiskar i nyländska åar.

Beträffande valet av lekplatser, synes havsforellen i Nyland flerstädes gå upp i små bäckar, som utmynna i huvudån, och där uppsöka stenigt grusbotten. Vattnet är i dessa bäckar vanligen ca 10—20 cm djupt på lekplatserna och vid vanligt vattenstånd på flere ställen ej ens metersbrett. Djupare gropar mellan strida ställen torde på nämnda platser hava varit lekfiskens uppehållsplats om dagen. Från dessa gölar uppstiga i skymningen havsforellerna, berätta mina sagesmän från Karsby (Borgå skn) och förrätta sedan leken ända tills det börjar dagas. Lekfiskarna, av vilka hanen uppges ofta vara något större, ligga då i strömfåran parvis sida vid sida under ständiga rörelser i den grop, som grävts av fiskarna i grusbädden. Mången gång sker detta på så grunt vatten, att man ser ryggen av lekfiskarna ovan vattenytan.

Där ej smärre lämpliga bäckar finnas, dit havsforellen kunde uppgå från själva ån, synes grusbäddar i själva åbädden utnyttjas för leken. Så uppger man i Ingarskila i Degerby, att lekplatserna befinna sig i en 100—150 m lång grusbädd, nedanom kvarnen, där stark ström råder, men ej direkt fors bildas. Vattendragets bredd är där ca 3—6 meter och djupet ca 10—50 cm beroende på vattentillgången. Bottenarten på denna plats motsvarar ungefär »grovt landsvägsgrus».

På Karelska näset synes leken försiggå något senare än i de nyländska åarna, åtminstone i de små bäckarna. I Penttilä bäck, påstå personer, som i årtionden följt med havsforellens uppsteg i detta vattendrag, pågår huvudleken normalt ungefär mellan 25 oktober och 1 november kring »Simeon-dagen», 28 okt. — samma dag, då enligt gamla märken fisket efter leksik vid havsgrunden öster om Muurila skulle börja. — I somliga fall har lek pågått ännu kring den 10 nov., påstå samma sagesmän.

Själv har jag varit i tillfälle att genom förfrågningar på ort och ställe konstatera, att detta stämt hösten 1935. År 1936 såg jag personligen att fisken steg upp i Muurila och Penttilä bäckar den 26—28 oktober vid då rådande högvatten och SW-storm. Av denna fisk, sammanlagt 15 exemplar och därav 13 honor, voro samtliga lekmogna med rinnande rom och mjölke utom 2 honor, vilka ännu hade rommen svagt fasthängande vid ovarialhinnorna.

I Wammeljoki leker havsforellen främst under tiden ca 20 okt. —1 nov., men har man även där funnit lekande exemplar ännu i november månad.

I de grundaste bäckarna med starkare fall pläga då havsforellerna göra sina lekgropar i grusbädden på strida ställen, ofta djupare utvidgningar av bäcken, i bäckar med mindre fall åter vanligen i strömmen mellan tvenne djupare partier av bäcken, även då i grusbädd. Med lokala kännare har jag följt längs några dylika bäckar och besett dessa platser, där man tidigare sett lekgropar.

Av intresse är att havsforell i slutet av okt. enligt fiskarenas utsago gör sina lekgropar även på steniga grusbankar ute i havsstranden på var sin sida om Wammeljokis mynning. Också den redan tidi-

gare omtalade förekomsten av en del havsforeller med rinnande rom och mjölke vid den på källådror rika »Lähdesatama», ca 5 km västerut från Ino udde vid öppna havsstranden, under lektiden tyder på att havsforellen nyttjar en del platser vid själva havskusten för sin lek. — Det synes dock mig sannolikt, att denna på grunt vatten vid havskusten lagda rom svårt måste lida under ispressningen och löpa fara att helt infrysa, liksom också eventuellt framfött yngel den första tiden måste löpa stor risk på grusbanken, om storm blåser upp från havet och river upp hårdare sjögång, eller om vattnet sjunker i högre grad och lämnar nyssläckt yngel på det torra.

ÅLDERN HOS DEN TILL HAVET UTVANDRANDE FORELLEN.

De undersökningar, som utomlands under de senaste decennierna utförts över havsforellens biologi, hava tydligt ådagalagt, att avsevärda variationer förekomma beträffande den ålder och den storlek, vid vilken havsforellen avslutar sitt »bäckliv» för att fortsätta sin existens ute i havet (Dahl, 1910; Rosén, 1918; Alm, 1919; Huitfeldt-Kaas, 1927; Nall, 1928, 1934). I en del floder sker det vid en tidigare ålder, i andra vid en senare. Men även i samma bäck eller älv kan man finna olika förhållanden vid undersökning av materialet vid olika tidpunkter på året (Nall, 1934). Likaså synas förhållandena kunna vara något olika vid undersökning av havsforellbeståndet i samma vattendrag under olika år (Huitfeldt-Kaas, 1927).

Nedan ha sammanställts resultat ur skandinaviska undersökningar på området ävensom några skotska data, vilka jag tagit ur Nalls (1934, s. 55) översiktstabell över skotska undersökningsresultat beträffande havsforellungarnas utvandringsålder. Även mina egna undersökningsresultat bifogas i samma tabell.

Av Nalls (l. c.) undersökningsresultat har jag blott bifogat ovannämnda trenne, då de i viss mån kunna anses vara representativa för de skotska havsforellerna. I 7 av hans 21 undersökningsområden dominera nämligen 2-åringarna bland utvandrarna, i 14 de 3-åriga

TAB. 8. Havsforellens ålder vid övergång från bäckliv till havsliv inom olika undersökningsområden.

förf., undersökningsområde	antal unders. fiskar	i % angivet antal fiskar, som före utvandring till havet levat i resp. vattendrag						
		1 år	2 år	3 år	4 år	5 år	6 år	7 år
DAHL, K. Trondhjemstrakten	192	—	13	41	35	11	1	—
ROSÉN, N. Norrbotten	47	—	—	25	42	21	9	2
Västerbotten	19	—	—	53	42	5	—	—
ALM, G. Mörrumsån, Blekinge	27	—	48	52	—	—	—	—
Åfvaån, Stockholms län	771	2	69	27	2	—	—	—
HESSLE, CHR. Ihre å, Gotland	98	11	88	1	—	—	—	—
HUITFELDT-KAAS, H. Kristianiafjord	100	5	71	21	3	—	—	—
Drammensfjord	15	—	40	47	—	—	13	—
Lierelven	20	—	50	45	5	—	—	—
Bruelven	97	—	20	64	16	—	—	—
Håelven 1909	19	—	32	63	5	—	—	—
1923	26	—	31	46	19	4	—	—
Grudevannet ..... (Figgenelven)	44	—	14	45	32	9	—	—
NALL, G. H. North Esk	1204	—	36	57	7	—	—	—
South Esk	1852	—	35	57	8	—	—	—
Orkney, Greamshall ..	337	—	69	29	2	—	—	—
SEGERSTRÅLE, C. Nyland	24 [1]	—	63	37	—	—	—	—
Karelska näset	18	—	22	67	11	—	—	—

[1] De 2 havsforellerna från åboländska skärgården här liksom i övrigt medräknade i materialet från Nyland.

fiskarna. (I samtliga undersökningsresultat har jag rundat av talen till hela tal för att slippa decimalerna och göra bilden mera överskådlig.)

Om ock det från Nyland och Karelska näset tillsvidare insamlade materialet är knappt, kan man dock finna en tydlig olikhet mellan dessa trakters havsforellstam beträffande bäcktidens längd. Hos de nyländska havsforellerna är denna märkbart kortare, i det att större delen av beståndet synes utvandra som 2-åringar, men en betydande del även som 3-åringar. Hos den karelska havsforellen räcker bäcktiden däremot hos de flesta individerna 3 år, men även hos en avsevärd mängd blott 2 år och dessutom i en del fall även 4 år — ja t. o.m. mer, såsom undersökningarna från Penttilä bäck i det följande antyda. (Beaktas må dock här och vid senare jämförelser, där resultaten från undersökningarna på Karelska näset beröras, att de undersökta karelska fiskarna så gott som genomgående tillhöra bäckars, ej åars havsforellstammar.)

Den allmänna utvandringsåldern hos den nyländska havsforellen påminner sålunda (se tab. 8) något om förhållandena i Mörrumsån i södra Sverge och i Åfvaån i Stockholmstrakten samt om dem i södra Norge i trakterna kring Oslo. Också några skotska älvar uppvisa ungefär samma procentuella förhållanden mellan antalet av de 2- och 3-åriga utvandrarna som de nyländska åarna. Större delen av de av Nall undersökta havsforellstammarna visa dock mer frändskap beträffande utvandringsåldern med havsforellerna från Karelska näset.

Uti en klass för sig stå havsforellerna från de stora älvarna i Norrbotten och Västerbotten, alldenstund inga 2-åriga utvandrare påträffats vid Roséns undersökningar, utan blott äldre åldersklasser, med 4-åringarna dominerande bland fiskarna från Norrbotten och en avsevärd mängd havsforeller, som först vid 5, ja t. o. m. vid 6 års ålder lämna resp. älv. De av Järvi (1936) publicerade fotografierna av havsforellfjäll från Kemi älv i norra Finland, antyda även att 4 och 3 år är den vanliga utvandringsåldern för havsforell i dessa vatten, då 4 av de 7 fotografierna hänföra sig till fisk med 4 års älvliv, 3 till fisk med 3 års älvliv.

ÅLDER OCH STORLEK HOS FORELLEN I PENTTILÄ BÄCK SOMMAREN 1935 OCH HÖSTEN 1936.

De ovan angivna resultaten av fjällanalyser rörande åldern för havsforellen vid Karelska näset, då den övergår till havsliv, och vilka undersökningar gjorts beträffande fisk, som tagits efter 1—3 tillväxtperioder i havet, kompletteras av en del undersökningar av havsforell i bäcklivsstadiet i Penttilä bäck ca 5 km öster om Björkö köping. De utfördes i slutet av juli 1935 och slutet av oktober 1936, då sammanlagt ett 50-tal små foreller togos i bäcken i fråga av mig och några andra personer.

Penttilä bäck är ett synnerligen oansenligt vattendrag, blott ca 3 km långt och blott på få ställen så brett, att det bereder en svårighet att hoppa däröver. Vattendjupet i bäcken är högsommartid ca 5—20 cm utom i smärre lugnvatten nedanom de små miniatyrfallen, där större djup kan annoteras. Bottnen består av grus, sand och sten, med trängre passager här och var, samt av strömmen urgrävda stränder av sand, på kortare sträckningar med lämpliga gömslen bakom stenar och trädrötter såväl för den unga havsforellen som för den fullvuxna, då den söker skydd före och under själva lektiden. Med oväpnat öga synlig vattenvegetation saknas så gott som fullständigt utom i några smärre lugnvatten. Bäcken är sålunda i flere hänseenden idealisk som lekbäck för havsforell och lämplig som uppväxtplats för dess ungar (jmf. bl. a. C. V. Otterström, 1933).

I denna bäck togs resp. undersökningsmaterial på krok, agnad med mask. De sommargamla forellerna undgingo därigenom fullständigt, så också större delen av de fjolgamla individerna, våra fångstdon på grund av krokens storlek. I övrigt torde fångsterna giva en tämligen riktig bild av fiskbeståndet i bäcken, sådant det plägar vara enligt ortsbornas uppgifter.

Tab. 9 innehåller en översikt över längd, ålder och könsmognadsgrad för resp. foreller i dessa båda fångster.

I tabellen ovan har jag med kursiva siffror markerat de foreller, vilka ännu samma höst skulle hava deltagit i leken. Det framgår sålunda, att mer än hälften av hanarna vid slutet av sin tredje tillväxtsommar redan hade varit könsmogna, men ingen hona. De 4-somriga

TAB. 9. Tabell över längd (l_b) och könsmognadsstadium hos forell, tagen på krok i Penttilä bäck 28—30 juli 1935 och 29 oktober 1936.

A.	28–30.VII. 1935. ålder år	♂♂ medellängd mm	♂♂ individuell längd mm	♀♀ medellängd mm	♀♀ individuell längd mm
	1 +	93	93 — — — — — — —	110	104 115 — — — — —
	2 +	140	128 130 *133 138 142 144 148 155*	140	120 129 138 141 142 146 167
	3 +	165	*158 160 163 165 167 177* — —	170	*163 166 174 175* — — —
	4 +	219	*218 219* — — — — — —	218	*218* — — — — — —
	5 +	220	*220* — — — — — — —		— — — — — — —

B.	29. X. 36 ålder år	♂♂ medellängd mm	♂♂ individuell längd mm	♀♀ medellängd mm	♀♀ individuell längd mm
	1 +	96	96 — — — — — —	—	— — — — — — —
	2 +	131	128 *128* 130 136 — — —	113	110 110 112 115 118 — —

av båda könen skulle samtliga ha varit könsmogna och sålunda honorna av denna storlek och ålder redan lagt rom i bäcken. En handa hade varit fallet med de fåtaliga äldre fiskarna i fångsterna.

Förutom de i tabellen upptagna närmare uppmätta hanarna, som fångats i slutet av juli 1935, förekommo enligt mina anteckningar i fångsten därjämte 13 st. hanar i längden ca 14—17 cm och samtliga könsmogna. Detta ådagalägger sålunda en betydlig övervikt av hanar i beståndet av 2- och 3-åriga foreller i Penttilä bäck mitt under högsommaren, vilket överensstämmer med Dahls (1910) uppgift om att honorna vanligen utvandra vid tidigare ålder och att hanen ofta blir könsmogen 1:sta gången i resp. bäck eller älv, innan den utvandrar till havet.

Tabellens siffror tyda även på, att större delen av honorna utvandra som 3 år gamla, medan hanarna till en del synas kvarstanna ännu en tid i bäcken, sedan de varit könsmogna under en leksäsong. Det förtjänar härvid nämnas, att 13 av 15 undersökta lekfiskar i Penttilä och Muurila bäck 26—28 okt. 1936 voro honor, tydande på en motsvarande övervikt i antal hos unga honor bland den från havet uppstigande fisken.

Av intresse är det att finna, att även några honor hava fortsatt sitt liv i bäcken den 4:de tillväxtperioden, ja i ett fall t. o. m. den 5:te och därvid lekt. Fall synes sålunda förefinnas, då »bäckforeller» leka åtminstone en gång i bäck, innan de utvandra till havet, övergående till havsforelltillvaron.

Även på andra håll har man funnit likartade förhållanden. Huitfeldt-Kaas (1927) nämner sålunda om, att han i en helt liten älv, Tysse-elven i Fjaler (N om Bergen) funnit alla 4-somriga foreller könsmogna, både hanar och honor, och därjämte enstaka sådana bland 3-somriga och att dessa foreller tydligen utgjordes av havsforeller, som vandrade ut, delvis efter att först en gång hava lekt i älven. Han säger därom bl. a. på s. 123: »De slutninger jeg mener mig berettiget til å dra av fangsten i Tysseelven i de 2 år er at elvens fiskebestand i rent overveiende grad — ja kanskje helt og holdent — er en sjø-ørretbestand, og videre at den aller vesentligste del av bestanden utvandrer till sjøen, innen den blit 5 år gammel. For-

modentlig utvandrer en del fisk også i 5-års og muligens nogen i 6-års alderen.»

Parallellen mellan Tysse-elven och Penttilä bäck beträffande åldern vid utvandringen och könsmognadens inträdande är tämligen tydlig med undantag av att jag ej i Penttilä bäck funnit några 3-somriga honor, som redan vore könsmogna. Även i tillväxthänseende visar Tysse-elvens forellstam en påtaglig likhet med den från Penttilä, låt vara att den är en aning mer långsamtväxande än den från Penttilä bäck (jmf. Huitfeldt-Kaas, 1927, tab. 67, s. 321).

Även Dahls (1910) undersökningar av forellen i Mølnbugtelv, Agdenes och Dalos elv, Ranen, synas tyda på att likartade förhållanden förefinnas på andra ställen i Norge beträffande havsforellbestånd, i det att en del foreller tillbringa sin första lekperiod i resp. bäck eller älv, innan de utvandra till havet.

Man torde därför våga hävda, att forellen i Penttilä bäck och antagligen även i de andra många bäckarna av ungefär samma storlekskategori och topografi på Karelska näset åtminstone till största delen utgöres av ung havsforell.

Tidpunkten, då den unga havsforellen lämnar resp. vattendrag och övergår till vistelsen ute i kustvattnen, har jag personligen icke varit i tillfälle att fastställa. Strukturen i fjällen tyder dock på att bytet av vistelseort och därmed sammanhörande rikare tillgång på föda inträffar i början av en tillväxtperiod. De ofta i täta ryssjor i maj utanför Wammeljoki uppträdande små havsforellerna — oftast ca 12 à 16 cm långa (l_c) enligt observatörernas uppskattning — vilka ännu hava sin bäckforelldräkt i behåll, tyda även på att de unga havsforellerna lämna bäckar och åar i samband med det stora vattenflödet på våren, alltså vid den tid, som uppgives även av andra författare (se bl. a. Alm, 1936, s. 7). Även utanför Borgå å har man ibland funnit havsforeller i bäckforelldräkt i ryssjorna i maj, ej under andra månader. De uppges hava varit ungefär så stora som »sillar», alltså större än de utanför Wammeljoki fångade nedvandrande unga havsforellerna.

ÅLDER OCH STORLEK VID KÖNSMOGNADENS INTRÄDANDE HOS HAVSFORELLEN.

Angående tidpunkten för forelldräktens försvinnande och övergången till den silverfärgade havsforellskepnaden saknar jag observationer. De yngsta av mig undersökta havsforellerna ute i havet äro nämligen fångade i slutet av den första tillväxtperioden i vattnen utanför Karelska näset. För ett ovant öga påminna då färgerna starkt om havslaxens (bild 3). Den av mindre fjäll bestående fjällbeklädnaden, den tvära, kraftigare byggda stjärtfenan och grövre kroppsbyggnaden, tydligt framträdande bl. a. vid jämförelse av partiet vid stjärtroten, samt den vanligen i gråbrunt stötande färgtonen speciellt över den mörka ryggen, skiljer dock den blanka havsforellen från den lika stora havslaxen redan vid okulär gransk-

Bild 3. Överst en havslax, längd (l_b) 35 cm, vikt 410 g. I mitten en »blank» havsforell, längd (l_b) 32.7 cm, vikt 355 g. Båda tagna den 29. 10. 1936 utanför Muurila på Karelska näset i slutet av 1:sta tillväxtperioden i havet. Underst en lekmogen havsforellhona, längd (l_b) 45.5 cm, vikt 1000 g. Fångad efter två tillväxtperioder i havet 28. 10. 1936 i Penttilä bäck W om Muurila. Foto förf.

ning. Studiet av plogbenet och räkning av antalet fjäll mellan sidolinjen och fettfenan (fjällantalet inkl. det genomborrade fjället i sidolinjen hos havslaxen 11—15, vanligast 13—14, men 14—19 och vanligast 16 hos havsforellen), m. fl. typiska skiljetecken — jag hänvisar här bl. a. till C. V. Otterströms (1935) sammanställning av de viktigaste skiljetecknen mellan havslax och havsforell under olika åldersstadier — gör det dock i mer kritiska fall och speciellt vid avsaknad av jämförelsematerial möjligt att bedöma, om man har en havslax eller havsforell framför sig. Även den blåaktiga färgtonen över havslaxens kropp också över ryggen synes mig vara ett iögonenfallande särdrag hos denna fisk. En belysande bild beträffande formen och i någon mån även i avseende å färgen hos de nära besläktade fiskarna återfinnes på sid. 729, där en fotografi av tvenne samtidigt fångade exemplar, den ena en havsforell, den andra en havslax och båda med en sommars vistelse i havet bakom sig, finnes återgiven. Fiskarna äro båda fångade i storryssja i slutet av okt. 1936 utanför Muurila.

Dylika och större »blanka» havsforeller förekomma allmänt i fångsterna i storryssjorna vid Karelska näset höstetid och vid notfisket vintertid längs kusten mellan Ino och Styrsudd, det egentliga notfiskedistriktet i de karelska kustvattnen. Deras vikt är vanligen kring ett halvt kg, ungefär från 200—700 g enligt fiskarenas utsago. Härmed överensstämmer även de få av mig grundligare undersökta typiska »blanka» forellernas storlek och likaså de exemplar, jag sett vid fångster för övrigt. 3 st. i storryssja i havet hösten 1936 tagna havsforeller på resp. 270, 340 och 355 gr (längd resp. 29.7, 31.8 och 32.7 cm) voro klart silverfärgade, men med en svag redan omnämnd gråbrun färgton över ryggen, medan de könsmogna exemplaren uppe i de närbelägna lekbäckarna hade sina typiska mörkare färger med rikligare svart och brun pigmentering på kroppen. Samtliga dessa »blanka» exemplar hade en tillväxtperiod i havet bakom sig.

Vanligt synes vara, att havsforellen på Karelska näset tillbringar åtminstone 2 eller 3 tillväxtperioder i havet (se tab. 13) förrän den första gången blir lekmogen. Avsaknaden av hanar bland undersökningsmaterialet av lekfisk vid Penttilä och Muurila 1936 — blott 2 små exemplar på ca 250 och 325 g av 15 st. voro hanar och blevo

tyvärr ej åldersbestämda — omöjliggör tillsvidare ett avgörande av frågan, om även en del hanar med blott en tillväxtperiod i havet bakom sig uppträda bland lekfisken, såsom fallet är i en del norska älvar enligt Dahls (1910) och i skotska älvar enligt Nalls (1934) undersökningar. Nämnas må även i förbigående att Alm (1929, s. 32) för vätteröringen funnit, att denna vanligen vistas 4 år i Vättern före leken och att den vanligen tillbringar 2 eller 3 år i Motala ström före uppvandringen till nämnda stora insjö. Järvi (1936) har för insjölaxen i några finska sjöar åter funnit 3 och 4 tillväxtperioder vara den vanliga tiden mellan utvandring från resp. vattendrag till insjö och den första leken. Bäcktiden har däremot varit något längre främst 3 och därnäst 4 år hos Järvis undersökningsmaterial, dock fåtaligt jämfört med Alms. Anmärkningsvärt är i detta fall även resultatet av Alms senaste undersökningar rörande de uppvandrande havsforellerna i Åfvaån. Enligt dessa skulle större delen av beståndet levat 3, 4 eller 5 tillväxtperioder i havet före 1:sta leken.

Det synes mig sannolikt, att havsforell med flere än 3 tillväxtperioder i havet före första leken förekommer även inom havsforellbeståndet vid karelska kusten, om också det nu undersökta, främst från Penttilä bäck stammande materialet ej visar detta. Fisk med längre havstid bakom sig måste ju i de flesta fall även vara större och därför även ha det svårare att klara sig upp i små bäckar av Penttilä bäcks storlek, särskilt om nederbörden varit ringa, såsom hösten 1936 var fallet. Direkta »topografiska» hinder förelågo då för större havsforell att stiga i Penttilä bäck vid undersökningstillfället i fråga.

I vad mån i likartade fall bland större fiskar, födda i grunda småbäckar, en vandring upp i större bäckar och åar på Karelska näset förekommer, låter sig icke avgöra utan märkning av fisk. Norska, svenska, danska och skotska märkningsförsök (Landmark, 1892; Dahl, 1902; Trybom, 1909; Poulsen, 1925; Nall, 1935; Alm, 1936) ha alla påvisat att havsforellen är en fisk, som i regel under havstiden uppehåller sig relativt nära mynningen av den älv, där den fötts, och att den i regel återvänder till denna för att leka och ej företager långa vandringar såsom havslaxen. Detta borde ju bidraga till att föra havsforellen tillbaka upp till resp. bäck, där den genomlevat sitt ungdomsstadium, eller till grannbäcken, om mynningarna ligga nära

varandra, såsom fallet är på några platser vid karelska kusten. Men då man i Skandinavien i en del fall konstaterat vandringar på 65 km (Dahl l. c.) och i Skottland i undantagstillfällen ännu längre (Nall l. c.), kan man icke finna det vara överraskande, om havsforell under oblida förhållanden för att kunna förrätta sin lek vandrade avsevärda sträckor längs kusten för att finna ett vattendrag, där inloppsdjupet vore nog stort för att möjliggöra uppsteg för lekens förrättande. Inojoki och Wammeljoki t. ex. kunde på så sätt bli uppgångsplatsen för äldre och större havsforell från småbäckars egentliga bestånd från andra delar av Karelska näsets havskust i närliggande trakter.

Havsforellen i Nyland har jag ej heller varit i tillfälle att så grundligt studera, att jag med stöd av mina iakttagelser med säkerhet skulle kunna angiva den normala uppehållstiden i havet före första leken. Fångster av »blank» havsforell ute i skärgården kort efter lektiden, då redan enstaka mörkare, utmagrade exemplar, som deltagit i leken uppe i åarna, återfunnits bland de blanka, feta och icke könsmogna exemplaren på ca 1—2.8 kg, visa dock vid fjällanalyser, att en avsevärd del av havsforellbeståndet synbarligen tillbringar 3, en del t. o. m. 4 somrar i havet, innan den första uppstigningen till lekplatserna i och för fortplantningen anträdes. Tab. 13 åskådliggör detta.

En 68 cm lång och 2925 g vägande havsforell, tagen i Ingå skärgård 11. 1. 1933, uppvisade en tydlig resorbtion i fjällens caudala och dorso-ventrala randpartier, ett tecken på att den lekt hösten 1932, efter att då ha levat 3 tillväxperioder i havet.

Tydliga lekmärken i fjäll har jag även funnit hos tvenne romstinna honor på ca 3.2 och 3.6 kg (bild 4), båda med 4 tillväxtperioder i havet bakom sig och tagna i Svartså den 5. 10. 1935. De hade båda lekt även året förut, alltså efter trenne somrars havsvistelse. Lekmärken, två å rad, fann jag likaså hos en den 28. 1. 1937 tagen havsforellhona, vägande 3.5 kg och 74.5 cm lång, efter avslutandet av det 4:de och 5:te havsåret. (Osannolikt synes det dock icke vara, att en del hanar redan efter tvenne somrars vistelse i havet skulle deltaga i leken, då man även utomlands funnit hanen bliva tidigare könsmogen än honan.)

Bild 4. Den större havsforellen en romstinn hona, tagen 5. 10. 1935 i Svartså, Borgå skn. Vikt 3.6 kg, längd (l_b) 69.5 cm, ålder 2 »bäckår» + 4 »havsår». Lekt även föregående höst. Den mindre ca 1.4 kg vägande havsforellen tagen samma dag i Borgå skärgård. Foto förf.

Trovärdiga personers iakttagelser uppe vid lekplatserna på flere platser i Nyland hava även ådagalagt, att fisk under en vikt av ca 2 kg tämligen sällan uppträder bland lekfisken på lekplatserna. Den tidigare omtalade fångststatistiken från Sjundby Gård visar likaså att av de i anteckningarna förekommande enskilt uppvägda 175 exemplaren blott 3 st. väga mindre än 2 kg. Största antalet (132 st.) har en vikt mellan 2.1 och 4 kg och huvuddelen därav (82 st.) väga mellan 2.6 och 3.5 kg. De från andra nyländska åar inhämtade upplysningarna visa, att uppgifterna från Sjundby Gårds statistik kunna anses vara i stort sett karaktäristiska för storleksgrupperingen för havsforellen vid leken i nyländska åar.

Med stöd av detta och gjorda tillväxtundersökningar samt under antagandet, att tillväxten i de nyländska skärgårdsvattnens olika områden i stort sett är likartad, kan man antaga, att havsforellen i Nyland i vanliga fall efter 3 à 4 somrars havsvistelse går upp till sin första lek. Den första leken skulle (tab. 13) alltså ske vid en ålder av 5, 6 eller 7 tillväxtperioder. Detta motsvarade för övrigt i icke ringa grad den av Alm (1929) för insjölaxen från Vättern, »vätteröring» kallad, funna normala åldern för denna fisk vid första leken. Resultaten från Nyland visa även i viss mån frändskap med de rön, vilka Alm (1936) gjort beträffande havsforellen i Åfvaån.

HAVSFORELLENS FÖDA.

Havsforellens föda har jag undersökt närmare endast i några få fall. Att den under »bäckforellstadiet» livnär sig av resp. vattendrags insektfauna, både av imagines och larver, samt av insekter, som fallit ned i vattnet, är väl bekant och även av mig för forellerna från Penttilä bäck i slutet av juli 1935 och i slutet av oktober 1936 konstaterat. Mer ingående undersökningar angående födans art ha dock ej gjorts av mig. Jag hänvisar intresserade till Alms (1919) studier över havsforellens och laxens ungdomsstadiers föda i Mörrumsån i södra Sverige, där både vattendragens fauna och fiskens val bland denna vid födans uppsökande utförligt behandlas. Även Hessle (1935) har publicerat några iakttagelser angående havsforellungarnas föda i bäckar och åar på Gotland.

Sparsamma äro likaså de bidrag som här kunna lämnas till kännedomen om havsforellens föda, sedan den kommit ut i havet. Att den fullvuxna havsforellen främst lever av fiskdiet är väl känt. I detta sammanhang kan nämnas, att utanför Kyröniemi ca $^1/_3$—$^1/_4$ av fångsterna som tagas på laxrev, agnad med strömming (*Clupea harengus* var. *membras*), utgöres av havsforell av storlekskategorin ca 1 ½—8 kg. Sällan fås med detta redskap exemplar, som över- och understiga dessa viktsgränser. Detta fiske bedrives vanligen från islossningen till början av juli, men även på hösten.

Talrika fall ha även inträffat i den nyländska skärgården, då havsforell vintertid tagits på krok, som agnats med levande bete, vanligen mört, för fångst av gädda och lake under isen. Enstaka gånger har man även fått havsforell på svirvel. I Pellinge skärgård togs bl. a. i början av oktober 1936 en 6 ½ kg vägande havsforell på detta sätt vid Badstuhamn, där den flere dagar observerats av resp. fiskare, medan den jagade stimmen av löja (*Alburnus lucidus*), ibland hoppande upp över vattenytan, och upprepade gånger tydligt visande sig i vattnet invid fiskarens båt.

Bland de havsforeller på 2—4 kg, vilka jag under gångna år undersökt i Borgå-trakten, där man förr vårtiden nu och då såg dylika torgföras i maj månad, fann jag enbart nors (*Osmerus eperlanus*) i magen. Exemplaren voro då fångade såväl i själva ån som

i vattnen närmast utanför dess mynning. Stuxberg (1895) omtalar även norsen som en av havsforellen i sötvatten omtyckt föda. Även i skotska havsforeller ha enligt O'Donoghues och Boyds (1931, 1932, 1933) undersökningar nors någon gång anträffats.

Under själva lektiden hösten 1936 fångade havsforeller uppe i de karelska kustbäckarna ha visat sig vara utan föda i magen. Erfarna och vederhäftiga fiskhandlare och fiskare påstå det vara en allmän företeelse, att »leklaxen», som tages vid mynningen av Wammeljoki och uppe i bäckarna ej har föda i magen, men väl den feta, vanligen 2—4 kg vägande, och till köttets kvalitet utmärkta fisk, som stiger upp mot stränderna i slutet av juli och kvarblir där till slutet av augusti. Denna rötmånadstiden i strandområdet förekommande havsforell — av den finska fiskarbefolkningen kallad »ruislohi» (= råglax) har så gott som alltid föda i magen enligt fiskarenas utsago.

Den i litteraturen förekommande uppgiften (bl. a. Stuxberg, l. c.) att havsforellen förtär strömming under livet i skärgårdsvattnen och längre ute i havet har jag även varit i tillfälle att verificera. Två havsforeller, vardera på 2.1 kg, tagna med »stötnät» den 27. 11. 1936 i Pernå skärgård, vid Kjevsalö (ca 70 km öster om Helsingfors) innehöllo strömmingar och rester av sådana. Småsill (*Clupea harengus*) anträffas jämte vassbuk (*Clupea sprattus*) och blåtobis (*Ammodytes tobianus*) ofta hos den skotska havsforellen enligt O'Donoghue och Boyd (l. c.).

Men havsforell av denna storlek försmår ej heller mindre föda. Tvenne andra havsforeller, den ena på 1.35 den andra på 2.2 kg, tagna samma dag och i samma trakt, Pernå, Kjevsalö, innehöllo massor av märlor (*Gammarus locusta*), såväl hela som rester därav i matsmältningskanalen. Synbarligen hade dessa båda havsforeller tagits med nät på grunt vatten, efter det att de vistats uppe i *Fucus*-regionen och frossat på beståndet av märlor, vilken djurart därstädes är talrikt representerad (se bl. a. S. G. Segerstråle 1928). Märlorna spela även enligt Nilsson (1855, s. 411) en viktig roll som föda för havsforellen.

Att den stora havsforellen ej heller ratar andra smådjur i skärgårdsvattnen bevisas bl. a. av födan hos en 4.6 kg vägande »blank» havsforell, tagen 28. 11. 1936 i Hitis skärgård vid Vänö (ca 40 km

väster om Hangöudd). Djuret hade förtärt några trichopterlarver med hus, imagines av nattsländan *Limnophilus decipiens* samt två spiggar (*Gasterosteus aculeatus*).

Även bland bottnets djurvärld söker havsforellen sin föda, åtminstone den halvvuxna. En 270 g vägande, knappt 30 cm lång havsforell, tagen i storryssja den 30. 10. 1936 vid Karelska näset utanför Muurila, innehöll nämligen en ca 1.5 cm lång spånakäring (*Chiridothea entomon*) och rester av en annan.

Anmärkningsvärt synes vara, att havsforellen i sådana *mängder ännu vid en vikt av ett par kg förtär gammarider i skärgårdsvattnen.* Detta upplyser oss nämligen om en orsak till, att havsforellen under sommaren, hösten och förvintern uppsöker tångzonen i den yttersta skärgården vid den nyländska kusten, där den då tages i nät och ryssjor.

JÄMFÖRELSE AV HAVSFORELLENS TILLVÄXT I NYLAND OCH VID KARELSKA NÄSET MED DEN HOS ANDRA HAVSFORELLBESTÅND.

Gör man en jämförelse mellan havsforellens tillväxt vid Karelska näset och i Nyland under de år den vistas i havet före uppgången till 1:sta leken, så visa de tillsvidare gjorda undersökningarna häröver att denna fisk växer avsevärt långsammare vid Karelska näsets kust. Det synes dessutom som om havsforellen i de nyländska vattnen skulle gå upp till lek i åarna därstädes efter en längre vistelse i havet än i de karelska kustvattnen.

Havsforellen i de karelska kustbäckarna antyder redan genom sin mindre medelvikt (se tab. 1 s. 702) att den växer sämre än den nyländska. Denna uppfattning vinner sin bekräftelse såväl vid undersökningen av medelvikten hos lika gamla individer som beträffande medelstorleken efter ett lika långt uppehåll i havet före uppsteget till lek vid könsmognadens inträdande. Tab. 10 och 11 påvisa detta tydligt, om också materialet ej är stort och det från Karelska näset huvudsakligen stammar från de små bäckarna vid Penttilä by och Muurila kvarn. (I vad mån möjligen Inojokis och Wammeljokis havsforell visar en snabbare tillväxt, må framtida undersökningar klargöra.)

TAB. 10. Havsforellens medelvikt och medellängd efter 1—4 års vistelse i havet utanför Karelska näset och nyländska kusten. (Sammandrag ur tab. 13, s. 746.)

antal år i havet	antal unders. indiv.	vid Karelska näsets kust		antal år i havet	antal unders. indiv.	vid nyländska kusten	
		medelvikt g	medellängd cm			medelvikt g	medellängd cm
1	5	391	33.8	1	—	—	—
2	11	657 (720)*)	40.7	2	10	1593	53.0
3	2	1263 (1425)*)	51.0	3	9	2003	57.2
4	—	—	—	4	4	3462	68.4

TAB. 11. Havsforellens medellängd och medelvikt vid olika ålder i vattnen vid Karelska näsets kust och i Nyland.

ålder i år	antal unders. indiv.	vid Karelska näsets kust		ålder i år	antal unders. indiv.	vid nyländska kusten	
		medelvikt g	medellängd cm			medelvikt g	medellängd cm
3	3	373	32.8	3	—	—	—
4	2	368	33.6	4	4	2194	58.6
5	10	630 (680)*)	40.5	5	13	1602	53.0
6	3	1183 (1335)*)	49.2	6	5	2720	63.6
7	—	—	—	7	2	4050	75.3

*) Inom parentes finnas de beräknade medelvikterna för resp. havsforeller, efter det den före vägningen avlägsnade rommens ungefärliga vikt beaktats. Jmf. tab. 13. År i tabellen = tillväxtperioder.

Som en granskning av tab. 10 och 11 ger vid handen, växer den nyländska havsforellen avsevärt snabbare än den från Karelska näset. Den synes sålunda väga ca dubbelt så mycket som den karelska vid samma ålder (5 o. 6 år) och efter 2 tillväxtperioder i havet. Medellängden hos den nyländska havsforellen är även vid motsvarande tidpunkter ungefär $^1/_4$ större än hos den karelska — vilket ju med tanke på att det här gäller jämförelse av i stort sett likformade kroppar motsvarar en volymutökning, alltså även viktsökning, till ungefär det dubbla. Härvid har då frånsetts det kända faktum, att havsforellens kropp proportionsvis tilltar mera i höjd och bredd än i längd med tilltagande ålder och storlek hos fisken.

Denna differens i tillväxthastighet är anmärkningsvärd och måste väl anses även sammanhänga med olika rik tillgång på näring. Bl. a. ha vi att minnas, att den som föda för havsforellen viktiga tångmärlan (*Gammarus locusta*) förekommer avsevärt rikligare i den nyländska skärgården än i vattnen vid Karelska näsets kust, där blåstången (*Fucus vesiculosus*) saknas till följd av vattnets ringa salthalt.

Tillväxtdifferensernas art och orsakerna därtill kräva dock fortsatta och mer ingående undersökningar bl. a. därvid även med användande av havsforellmaterial från de större åarna på Karelska näset, för att mer sakligt kunna belysas.

En kort jämförelse mellan tillväxten hos havsforellen i södra Finland och i en del utländska vatten anställes i tab. 12. Av denna framgår det tydligt, att den nyländska havsforellen tillhör de former av arten, som uppvisa den snabbaste tillväxten av de tillsvidare undersökta stammarna. Den karelska havsforellen i kustvattnen öster om Björkö representerar däremot en tillväxtform, som avsevärt påminner om den, som Nall (1928 a, 1928 b, 1934) funnit för skotska havsforeller och Dahl (1910) för norska från Trondhjemtrakten och Poulsen (1925) för samma fisk från Bornholm. Annoteras må dock, att avsevärda olikheter i tillväxthastigheten även kunnat spåras mellan havsforeller från olika älvar i Skottland.

Den nyländska havsforellens tillväxt under havslivet påminner om den hos fisk från nordsvenska älvar och i viss mån även om den något långsammare växande havsforellens från Mörrumsån. (De av

TAB. 12. Havsforellens medellängd och -vikt i olika undersökningsområden efter en vistelse av 1—3 tillväxtperioder i havet.

författare	undersöknings-område och -tid	efter 1 tillväxt-period i havet		efter 2 tillväxt-perioder i havet		efter 3 tillväxt-perioder i havet	
		M-längd cm	M-vikt kg	M-längd cm	M-vikt kg	M-längd cm	M-vikt kg
DAHL, 1910	Trondhjem	30.1	0.27	38.8	0.56	47.2	1.1
	26.—29. VI. 1909	(118)*)	(118)	(45)	(45)	(5)	(5)
ROSÉN, 1918	Norrbotten	37	—	49	—	61	—
		(36)		(14)		(6)	
	Västerbotten	36	—	47	—	57	—
		(19)		(18)		(17)	
ALM, 1919	Mörrumsån	36.0	1.06	47.5	1.81	—	—
	1. VII—7. VIII	(27)	(20)	(3)	(7)		
1936	Åfvaån	36.4	—	46.0	—	51.9	—
		(13)		(54)		(219)	
POULSEN, 1925	Bornholm	30—32	—	40—43	—	—	—
	Gudenaa	—	—	ca 56	—	—	—
NALL, 1934	North-Esk-River	30.7	—	36.3	—	—	—
		(134)		(51)			
	South-Esk-River	30.4	—	38.8	—	44.0	—
		(191)		(121)		(9)	
SEGERSTRÅLE	Karelska näset	33.8	0.39	40.7	0.72	51.0	1.43
		(5)	(5)	(11)	(11)	(2)	(2)
	Nyland	—	—	53.0	1.59	57.2	2.00
				(10)	(10)	(9)	(9)

*) Antalet undersökta exemplar inom parentes.

Alm angivna medelvikterna för havsforell från denna sydsvenska å giva dock sken av en bättre tillväxt inom beståndet ifråga än för den av mig för den nyländska havsforellen fastslagna, men då de uppgivna medelvikterna hänföra sig till material från mitten av följande tillväxtperiod, äro de proportionsvis för höga och böra därför betydligt reduceras för att vara fullt kommensurabla med mina från Nyland.)

Att ingå på närmare detaljer vid denna jämförelse av längd och vikt hos havsforellen från olika områden finner jag vara tillsvidare ogörligt, emedan därtill kräves dels större material, dels ett enhetligt förfaringssätt vid tillväxtbestämningen.

Ytterligare må framhållas, att det på grund av den stora längd- och viktsdifferensen mellan lika gamla havsforeller och mellan fisk, som vistats lika lång tid i havet, kräves ett ansenligt material, om man vill få en klar bild av havsforellens tillväxt i resp. vattenområde. Detta illustreras redan därav, att inom mitt relativt fåtaliga material av havsforell med två avslutade tillväxtperioder i havet bakom sig de från Karelska näset variera i längd mellan 33.7 och 48 cm och de från Nyland mellan 44 och 61 cm. Nalls (1928, 1934) grundliga, på rikhaltigt material baserade undersökningar från Skottland uppvisa för fisk under andra tillväxtperioden i havet i ett fall som minimilängd, 28, som maximum 50 cm, och i ett annat fall resp. 29 och 49 cm alltså differenser av ungefär samma storleksordning som de av mig i södra Finlands kusttrakter funna. Det ligger följaktligen intet anormalt däri, att t. ex. den minsta havsforellen med två tillväxtperioder från havet i Nyland inom mitt material (se tab. 13) väger blott 800 g och har en längd av endast 44 cm, medan den största är 61 cm lång och uppvisar en vikt av 2.400 g. Denna differens i vikt mellan lika gamla individ kan dock bliva än större, om man jämför fisk, som fångats under olika årstider. Viktskoefficienten undergår nämligen under årets lopp avsevärda förändringar, t. ex. då fisken magrar i samband med lek eller lägger på hullet under en god havssommar. Nall (l. c.) har utförligt påvisat detta i sina havsforellundersökningar från Skottland.

De gjorda undersökningarna över havsforellen i södra Finland hava till fullo visat, att denna fisk måste räknas till de snabbast

växande arterna inom Finlands fiskfauna. Dess stora värde som försäljningsprodukt och möjligheterna att på konstgjord väg, bl. a. med danskt exempel för ögonen (POULSEN, 1925 b), genom systematisk utplantering av yngel i därtill lämpade bäckar och åar utöka havsforellbeståndet, som i gamla tider varit nog så talrikt i våra kusttrakter, påkallar ett speciellt intresse för denna tillsvidare tämligen förbisedda fiskart.

DEUTSCHES REFERAT.

Vorliegende Arbeit enthält einige Untersuchungen über die Meerforelle (*Salmo trutta* L.) in Süd-Finnland, speziell in Nyland, westlich und östlich von Helsingfors, und an der Meeresküste der Karelischen Landenge zwischen Koivisto (Björkö) und der Grenze von Russland. Die in Frage stehende karelische Küste ist eine offene, ohne vorgelagerten Inseln, das Strandufer zumeist seicht und mit Sand, Kies und Steinen bedeckt. Felsen fehlen. Nyland wiederum hat einen Schärenarchipel, der von unzähligen klippigen Inseln und Schären gebildet wird und der in einem breiten Gürtel das Festland vom offenen Meere trennt.

Die Flüsse, in die die Meerforelle zum Laichen aufsteigt, sind auf der Karelischen Landenge (Tab. 1) mit Ausnahme vom Wammeljoki (Niederschlagsfläche 648 km²) klein. Daneben laicht die Meerforelle auch in den meisten dortigen Küstenbächen, die z. T. nicht mehr als einige wenige km lang sind. In Nyland steigt die Meerforelle nur in einige Flüsse auf (Tab. 2), die zumeist etwa 40—60 km von der Küste entspringen und deren Niederschlagsfläche etwa 175—1685 km² beträgt.

In den karelischen Küstenbächen ist das Wasser meist klar (wenn auch etwas humusstoffbraun), da diese Bäche durch ein Gelände laufen, das hauptsächlich aus Sand, Kies und Steingeröll besteht. Hierauf beruht es, dass die karelischen Bäche, die ausserdem günstige Strömungsverhältnisse mit kleinen Fällen und Strömen mit dazwischenliegenden tieferen Stellen haben, vortreffliche Laichbäche für die Meerforelle sind.

Die nyländischen, Meerforellen führenden Flüsse durchfliessen weitgestreckte, mit Lehmboden bedeckte Gebiete und sind bei felsigen Stromschnellen in der Nähe der Mündung sehr oft durch Fischpässe entbehrende Verdämmungen gesperrt. Infolgedessen vermag die Meerforelle im allgemeinen nicht weiter als 6—15 km landaufwärts einzudringen, sodass die weitaus grössten Strecken der betr. Flussläufe nebst den Nebenflüssen weder für das Laichen noch als Aufenthaltsort für die junge Brut ausnützbar sind. Dieser Umstand, wie wohl auch die Wasserverunreinigung, die insbesondere durch den, aus dem anliegenden kultivierten Boden stammenden Lehm bedingt ist, und intensive Fischerei haben dazu beigetragen, dass die Meerforelle in den nyländischen Gewässern heutzutage sehr viel weniger als früher vorkommt.

Das eigentliche Untersuchungsmaterial umfasst 97 Fische, davon 73 aus der Karelischen Landengenküste, 22 aus dem Küstengebiet von Nyland und 2 aus einer Inselgruppe W von Hangö-Udd, im åboländischen Archipel. Hierzu gesellen sich dann noch einige ältere Beobachtungen und private Angaben, die zu statistischem Zwecke benutzt wurden. Als Länge wurde die von der Schnauze bis zum Ende der mittelsten Schwanzflossenstrahlen gemessene Dimension genommen (l_b). — Wenn im folgenden die biologischen Verhältnisse der Meerforellen in den nyländischen und karelischen Gewässern miteinander verglichen werden, so ist zu beachten, dass sich das untersuchte karelische Material fast ausnahmslos auf Bäche, nicht Flüsse bezieht.

Die Aufstiegszeit der Meerforelle fällt in Nyland vorwiegend in den Monat September; doch haben auf dem Gute Sjundby (ca 35 km W von Helsingfors) in den J. 1858—1885 angestellte Beobachtungen dargelegt, dass auch im August und in der ersten Hälfte des Oktobers zuweilen ein beträchtlicher Aufstieg vorgekommen ist (Tab. 4, S. 713).

Die Aufstiegszeit der Meerforelle an der karelischen Küste trifft, besonders in kleinen Bächen, etwas später ein. Hier steigen die Meerforellen gewöhnlich im Oktober (insbesondere 10.—25 d. M.). In den Flüssen, speziell im Wammeljoki, steigt die Meerforelle schon etwas früher, im allgemeinen hauptsächlich während der Periode vom etwa 20. Sept. bis zum etwa 20. Okt.

Stürmige Meereswinde und hoher Wasserstand im Meer und in den Flüssen sind dem Aufstieg günstig und können Veranlassung zu einem früheren Aufstieg als gewöhnlich geben. Ein regelmässiger Aufstieg nichtgeschlechtsreifer Meerforellen während des Sommers oder Herbstes scheint jedenfalls nicht in den karelischen Küstenbächen und kleineren Flüssen vorzukommen.

Die Grösse der aufgestiegenen Meerforellen geht aus Tab. 1, 2, 6, 7 u. 13, S. 702, 704, 717, 718 u. 746 hervor. Das durchschnittliche Gewicht für Nyland ist 3—4 kg; selten wiegen sie weniger als 2, nicht öfters mehr als 6 kg. Einige Exemplare können jedoch das Gewicht von ca 8 kg erreichen und in Ausnahmefällen sind sogar bis über 10 kg wiegende Meerforellen gefangen worden. Die in die Bäche und Flüsse der karelischen Meeresküste aufsteigenden Meerforellen sind im allgemeinen viel kleiner; gewöhnlich wiegen sie ½—2 kg in den kleinen Bächen, ½—4 kg in den mittelgrossen und in den Flüssen 1—6 kg. Das mittlere Gewicht ist in den meisten Bächen ungefähr 1 –2 kg, in den Flüssen 2—4 kg, jedoch in den einzelnen Jahren einigermassen variierend.

Die Laichplätze und Laichzeit. Sowohl in den nyländischen Flüssen als in den karelischen Flüssen und Bächen scheint die Meerforelle hauptsächlich in der späteren Hälfte des Oktobers zu laichen. Laichende Individuen werden jedoch oft noch in der ersten Hälfte des Novembers angetroffen. Als Laichplatz wählt die Meerforelle in Nyland oft solche kleine Nebenflüsse und -bäche, die kiesigen Boden haben, und wo das Wasser schnell fliesst ohne Fälle zu bilden. Die karelischen Flüsse und Bäche bieten im allgemeinen der Meerforelle günstige Laichplätze an, da in ihnen gewöhnlich Stellen mit steinigem Kiesboden reichlich vorkommen.

Die Bachzeit der Meerforelle ist in Nyland 2 und 3 Jahre (s. Tab. 8, S. 723) in der karelischen Küstengegend wiederum hauptsächlich 3, aber auch 2 und 4 Jahre, selten mehr. Es scheint als ob einige Meerforellen, bevor sie ins Meer wandern, immerhin wenigstens einmal im Bach laichen. Dies gilt insbesonders für die Männchen, ein Tatbestand, der im Bach bei Penttilä im J. 1935 und 1936 beobachtet wurde (s. Tab. 9, S. 726).

Das Alter und die Grösse beim Reifwerden. Sämtliche 11 laichreife,

aus zwei karelischen Küstenbächen stammende untersuchte Meerforellen (nur Weibchen) hatten mindestens 2 Zuwachsperioden, einige von ihnen 3 im Meer zugebracht (Tab. 13). Ihr Gewicht mit vollen Ovarien betrug etwa 400—1600 g. In Nyland wurden hauptsächlich Fische aus dem Meer untersucht, die nur z. T. geschlechtsreif waren. Die Untersuchung ihres äusseren Habitus, der Schuppen und Gonaden hat gezeigt, dass alle Fische mit 2 und die meisten mit 3 Zuwachsperioden im Meere noch nicht gelaicht hatten. Es ist also anzunehmen, dass die Meerforellen der karelischen Küstenbächen meistens nach 2 und 3, die der nyländischen Flüsse dagegen nach 3 und 4 Zuwachsperioden im Meere geschlechtsreif sind. Die karelischen Meerforellen scheinen also nach insgesamt 4, 5, 6 u. 7 Zuwachsperioden, die nyländischen nach bzw. 5, 6 u. 7 geschlechtsreif werden. Zu einer endgültigen Beantwortung dieser Fragen bedarf es jedoch eines reichlicheren Untersuchungsmaterials.

Die Nahrung der Meerforellen wurde nur für Fische aus dem Meere und einer Flussmündung näher untersucht. Hierbei sind sowohl Crustaceen, insbesondere *Gammarus locusta* (aber auch *Chiridotheа entomon*) als auch Fische (*Clupea harengus* var. *membras*, *Osmerus eperlanus* und *Gasterosteus aculeatus*) gefunden worden (s. Tab. 13). Auch Trichopterlarven und Imagines, u. a. *Limnophilus decipiens* werden von erwachsenen Meerforellen in den äusseren Schärengewässern gefressen. Das reichliche Vorkommen von *Gammarus locusta* in den nyländischen Küstengewässern, augenscheinlich eine beliebte Nahrung der Meerforellen, scheint ein Grund dazu zu sein, dass sie in den äusseren Schären oft in der Brandungszone mit *Fucus vesiculosus*-Vegetation vorkommen, wo sie dann von Fischern mit Netzen gefangen werden.

Das Wachstum der Meerforellen (s. Tab. 10, S. 737) verläuft in Nyland viel rascher als in den Küstengegenden der Karelischen Landenge. In Nyland wogen die Fische durchschnittlich ca 1.6 kg (800—2400 g), in der Karelischen Küstengegend 0.7 kg (390—1100 g) nach 2 Wachstumsperioden im Meere. Die mittlere Länge war 53.0 bzw. 40.7 (33.7—48 bzw. 44—61) cm. Auch bei einem Vergleich gleichaltriger Fische miteinander tritt das raschere Wachstum der nyländischen Meerforellen deutlich zutage. 5-jährige Fische aus Ny-

und wogen im Durchschnitt 1.6 kg (800—2925 g), entsprechende Fische aus Karelen dagegen 0.7 kg (390—1100 g). Die jeweiligen Längen waren 40.5 (33.7—48.0) cm bzw. 53.0 (44—68) cm.

Inbezug auf ihr Wachstum (s. Tab. 12, S. 739) erinnern, soweit bisher untersucht werden konnte, die nyländischen Meerforellen an die am raschesten wachsenden nordischen Meerforellen, während die Meerforellen aus den karelischen Küstenbächen den Meerforellen aus der Trondhjem-Gegend, aus Bornholm, aus Gotland und aus vielen schottischen Flüssen und entsprechenden Küstenstrichen einigermassen gleichen.

TAB. 13. Generaltabell över undersökningsmaterialet av vuxen havs-

Fångstplats o. fångsttid	kön	vikt g	längd i cm				antal tillväxtperiod.		
			l_a	l_b	l_c	l_o	i bäck	i hav	totalt
Karelska näset									
Muurila 25. 10. 36	♀	270	27.8	29.7	31.4	6.0	2	1	3
» 30. 10. 36	♀	340	29.8	31.8	34.3	6.5	2	1	3
» 29. 10. 36	♂	355	30.7	32.7	34.5	6.7	3	1	4
Ino—Vitikkala 27. 4. 33	—	510	34.5	36.9	39.2	7.7	2	1	3
» » 25. 4. 33	♀	480	35.5	38.0	40.2	7.7	4	1	5
» » 25. 4. 33	—	390	31.3	33.7	35.5	6.9	3	2	5
Muurilan myllyoja 25. 10. 36	♀	380	32.0	34.5	36.5	6.8	2	2	4
Penttilän oja 26. 10. 36	♀	335	32.0	34.5	36.5	7.2	3	2	5
» » 27. 10. 36	♀	355	32.0	34.7	36.5	7.0	3	2	5
» » 27. 10. 36	♀	470	37.4	40.1	42.0	8.1	3	2	5
» » 27. 10. 36	♀	630	38.0	41.0	43.0	8.2	3	2	5
» » 27. 10. 36	♀	650	39.2	42.5	44.5	8.2	3	2	5
» » 28. 10. 36	♀	1000	42.2	45.5	47.5	9.3	3	2	5
Muurilan myllyoja 25. 10. 36	♀	1025	42.3	45.7	48.0	9.0	4	2	6
Penttilän oja 26. 10. 36	—	890	43.7	47.0	48.6	9.1	3	2	5
Ino—Vitikkala 25. 4. 33	—	1100	44.6	48.0	50.5	9.5	3	2	5
Muurilan myllyoja 25. 10. 36	♀	1200	44.5	47.7	49.8	9.0	3	3	6
Penttilän oja 27. 10. 36	♀	1325	50.8	54.2	57.0	10.5	3	3	6
Nyland o. Åboland									
Sibbo, Krämaröarna 8. 1. 33	—	800	—	44	46	—	3	2	5
» » 8. 1. 33	♀	850	—	44	46.2	6.2	3	2	5
» » 8. 1. 33	♀	925	—	47	49.5	—	3	2	5
Esbo skärgård 11. 1. 33	—	1200	—	49	51	—	3	2	5
Pernå, Kjevsalö 27. 11. 36	♀	1350	—	52	—	—	3	2	5
» » 27. 11. 36	♀	2100	—	56	—	—	2	2	4
Sibbo, Krämaröarna 10. 1. 33	—	2175	—	58.5	60.5	—	2	2	4
Hitis, Biskopsö 29. 11. 36	♀	2025	—	59	—	—	3	2	5
Pernå, Kjevsalö 27. 11. 36	♂	2100	—	59	—	—	2	2	4
Snappertuna, Nothamn 27. 11. 36	♂	2400	—	61	—	—	2	2	4
Pernå, Kjevsalö 27. 11. 36	♀	1025	—	46	—	—	2	3	5
Esbo skärgård 11. 1. 33	—	1075	—	46	48	—	2	3	5
Borgå, Stor-Pellinge 12. 12. 36	—	1675	—	54	—	—	2	3	5
Pernå, Kjevsalö 27. 11. 36	♀	1975	—	57.5	—	—	2	3	5
» » 27. 11. 36	♀	2200	—	58	—	—	2	3	5
Borgå, Stor-Pellinge 12. 12. 36	—	1950	—	58.5	—	—	3	3	6
Esbo skärgård 11. 1. 33	—	2400	—	62	65	—	3	3	6
Borgå, Stor-Pellinge 3. 1. 33	—	2800	—	64.5	67	—	2	3	5
Ingå skärgård 11. 1. 33	—	2925	64	68	71	—	2	3	5
Esbo skärgård 30. 1. 33	—	2800	—	64	67	—	2	4	6
Ingå, Barösund 30. 1. 33	—	2850	—	64	67	—	2	4	6
Borgå, Svartså 5. 10. 35	♀	3600	—	69.5	72	13.5	2	4	6
Hitis, Vänö 28. 11. 36	♂	4600	—	76	—	—	3	4	7
Ingå skärgård 28. 1. 37	♀	3500	—	74.5	—	—	2	5	7

forell, taget vid Karelska näsets kust samt i Nyland och Åboland.

Anmärkningar rörande könsprodukternas utveckling, föda m. m.
»blank», i magen en ca 1.5 cm lång *Chiridothea entomon* och rester av en annan
»
»
»
»
»
lekfisk, rommens vikt 38 g, romkornen ännu fastsittande i ovarierna
» rommen avlägsnad, 10 g rom innehåller 136 romkorn
» » » 10 » » » 146 »
» » » 10 » » » 160 »
» » » 10 » » » 159 »
» » » 10 » » » 142 »
» vägd med rom, 10 » » » 176 »
» romvikt ca 150 g, 10 » » » 144 »
» rommen avlägsnad, 10 » » » 149 »
»blank»
lekfisk, ovariernas vikt 230 g
» rommen avlägsnad, 10 » » » 162 »
»blank»
»
»
»
» romsäckslängd ca 8 cm, maximibredd ca 1.2 cm, de största äggens diameter 0.9 — 1.1 mm, flere *Gammarus locusta*
» » ca 13 o. 14 » » » 1.3 » de största äggens diam. 1.3 —1.4 mm, 2 strömmingar (*Clupea harengus* var. *membras*) i magen
»
» » » 11 o. 12 » » » 1.3 » de största äggens diameter 1.3 mm
» testislängd ca 11 o. 12 cm » » 0.5 » 4 strömmingar i magen
» » » 12 » » » 0.6 »
»
» romsäckslängd ca 7 o. 8 cm » » 1.1 » de största äggens diameter ca 1 mm
»
»
» » ca 11 o. 12 cm » » 1.3 » de största äggens diameter ca 1.4 mm, magen fullproppad av *Gammarus locusta* (över 150 st.)
»
»
»
» 1932 års tillväxtbälte i de caudala och ventro-dorsala partierna av fjällen delvis resorberat
»
»
lekfisk, rommen icke utpressbar vid svagare tryck över buken, lekmärke i fjällen för 1934
»blank», i magen 3 trichopterlarver med hus, rester av nattsländan *Limnophilus decipiens* och 3 spiggar (*Gasterosteus aculeatus*)
nästan »blank», lekmärken i fjällen för år 1935 och 1936

LITTERATURFÖRTECKNING.

ALM, G. 1919. Mörrumsåns lax och laxöring. — Meddel. Kungl. Lantbruksst. *216*.

—»— 1929. Undersökningar över laxöringen i Vättern och övre Motala ström. — Ibidem *276*.

—»— 1936. Havslaxöringen i Åfvaån. — Stockholms Sportfiskeklubbs Årsbok 1936.

Atlas över Finland 1925.

DAHL, K. 1902. Örret og Unglaks samt Lofgivningens Forhold til dem. — Beretn. Lantbruksdepartem. Christiania 1902.

—»— 1910. Alder og Vekst hos Laks og Örret belyst ved Studiet av deres Skjael. Christiania 1910.

DAHLIN, E. 1765. Svea Rikes Historia. Stockholm.

DANNEVIG, A. 1914. Undersökelser over örret og laks i Nidelvens nedre löp 1911—1913. — Nyt Mag. Naturv., Christiania.

O'DONOGHUE, CHAS. H. and ELIZABETH M. BOYD 1931. A Preliminary Investigation of the Food of the Sea Trout (*Salmo Trutta*). — Fishery Board of Scotland, Salmon Fisheries 1930. III. Edinburgh.

—»— 1932. A Second Investigation of the Food of the Sea Trout (*Salmo trutta*). — Ibidem 1932. II.

—»— 1934. A Third Investigation of the Food of the Sea Trout (*Salmo trutta*), with a Note on the Food of the Perch (*Perca fluviatilis*). — Ibidem 1934. II.

FELLMAN, J. 1906. Anteckningar under min vistelse i Lappmarken. *4*. Helsingfors.

HENKING, H. 1916. Die Lachsfrage im Ostseegebiet. — Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. *23*. Copenhague.

HESSLE, CHR. 1922. Om Gottlands kustfiske. — Meddel. Kungl. Lantbruksst. *238*.

—»— 1935. Gotlands havslaxöring. — Meddel. Stat. unders. försöksanst. sötvattenfiske. *7*.

HUITFELDT-KAAS, H. 1927. Studier over Aldersforholde og Veksttyper hos norske Ferskvannsfisker. Oslo.

JÄRVI, T. H. 1932. Suomen merikalastus ja jokipyynti. Helsinki.

—»— 1936. Hajanaisia havaintoja. — Suomen Kalastuslehti *43*, 10. Helsinki.

—»— & W. J. M. MENZIES 1936. The interpretation of the zones on scales of salmon, sea trout and brown trout. — Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. *97*. Copenhague.

LILJEBORG, W. 1891. Sveriges och Norges fiskar. Uppsala.

MELA-KIVIRIKKO, 1909. Suomen luurankoiset. Porvoo.

MENZIES, W. J. M. & JÄRVI 1936. The interpretation of the zones on scales of salmon, sea trout and brown trout. — Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. *97*. Copenhague.

NALL, G. HERBERT 1928 a. Sea Trout of the River Ailort and Loch Eilt. — Fishery Board of Scotland, Salmon Fisheries 1928. IX. Edinburgh.

—»— 1928 b. Sea Trout of the River Spey. — Ibidem 1928 X.

—»— 1934. Sea Trout of the Montrose District. Part I. The District and its Sea Trout. — Ibidem 1934. III. 1.

—»— 1935. Sea Trout of the Montrose District. Part III. The Migrations of Sea-Trout. — Ibidem 1935. III. 3.

NILSSON, S. 1855. Skandinavisk Fauna, IV. Fiskarna. Lund.

NORDQVIST, O. 1892. Fiskvägen vid Gammelstadsfallet. — Fiskeritidskr. Finl. *1*, 1.

—»— 1898. Torne elfs laxfiske. — Ibidem *7*, 9.

—»— 1902. Handbok i fiskerihushållning. — Bibliotek för jägare och fiskare *1*. Helsingfors.

—»— 1903. Några uppgifter om Uleå laxfiske. — Fiskeritidskr. Finl. *12*, 9.

OLIN, T. V. 1936. Finlands vattenområden och deras sjöar. — Hydrologische Konferenz der Baltischen Staaten. Mitteil. III. Helsingfors.

OTTERSTRÖM, C. V. 1912. Danmarks Fauna. Fisk. — København.

—»— 1916. Die Gudenaa und ihre Fischereiverhältnisse. (H. HENKING. Die Lachsfrage im Ostseegebiet. II. Tätigkeitsbericht, Teil I. Vol. XXIII des Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer.)

—»— 1933. Planmaessig Udsaetning av Ørredyngel i Vandlöb. — Ferskvandsfiskeribladet *31*, 2. 3.

—»— 1935. Laks og Ørred. En Vejledning til Bestemmelse. — Ibidem *33*, 4.

—»— 1936. Fisketrepper. — Ibidem *34*, 2—3.

POULSEN, E. 1925 a. Märkningsforsøg med Havørred i bornholmske Aaer. — Dansk Fiskeritidende.

—»— 1925 b. Om Virkningen af Utsaettelsen av Ørredyngel i bornholmske Aaer. — Ibidem.

—»— 1935. Nye Undersøgelser over Gudenaaens Lakse- og Havørredbestand. — Beretn. Dansk Biol. Stat. *40*.

PÄRSSINEN, E. 1906. En kort överblick av fisket i Kuolemajärvi 1905. — Fiskeritidskr. Finl. *15*, 1—3.

ROSÉN, N. 1918. Om havslaxöringen i övre Norrland. — Meddel. Kungl. Lantbruksst. *212*.

Segerstråle, C. 1932. Über die jährlichen Zuwachszonen der Schuppen und Beziehungen zwischen Sommertemperatur und Zuwachs bei Abramis brama sowie einigen anderen Cypriniden in Süd-Finnland 1911—1930. — Acta Zool. Fenn. *13*.

—»— 1933. Über scalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fischen insbesondere bei Leuciscus idus L., Abramis brama L. und Perca fluviatilis L. — Ibidem *15*.

Segerstråle, S. G. 1928. Quantitative Studien über den Tierbestand der Fucus-Vegetation in den Schären von Pellinge (an der Südküste Finnlands). — Soc. Scient. Fenn. Commentat. Biol. *3*, 2.

Stuxberg, A. 1895. Sveriges och Norges fiskar. Göteborg.

Sundman, G. 1883—1893. Finlands fiskar. Text av O. M. Reuter och A. J. Mela. Helsingfors.

Trybom, F. 1907—1908. Ichthyologische Beobachtungen auf den Laichplätzen der Lachse und Meerforellen im Unterlauf des Flusses Dalelf in Schweden. — Sv. Hydrogr. biol. Komm. Skr. *3*, 1907—1908.

—»— 1909. Bericht über die Aufzucht, die Markierung und den Fang von Lachsen und Meerforellen im Ostseegebiete während der Jahre 1904 bis 1908. — Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. *12*.

Walle, K. J. 1934. Suomen kalat. Helsinki.